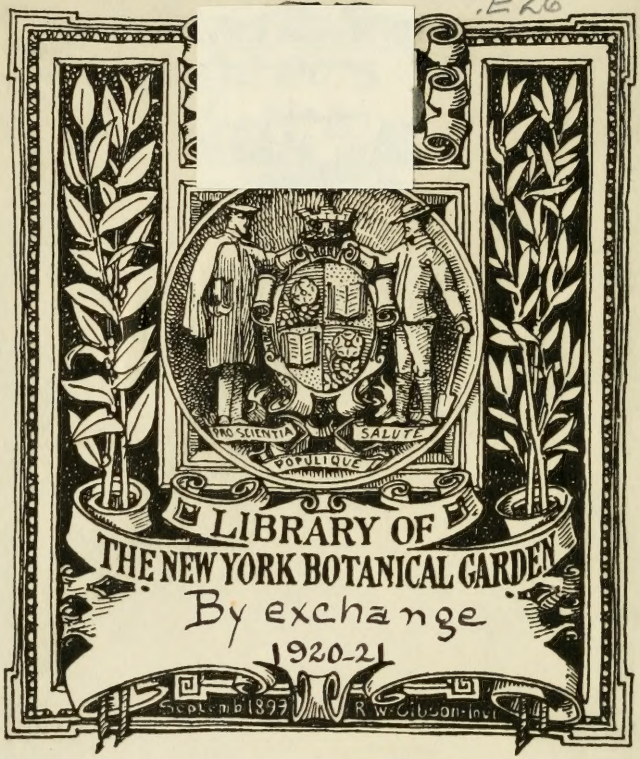
XR
.E26


PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
By exchange
1920-21
Septemb 1897
R W Gibson inv

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais,

publié par

la Société botanique néerlandaise et les Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam, de Groningue et d'Utrecht et de l'Université technique de Delft,

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt, Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XVII.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden, overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1920. — Groningue.

RECUEIL

DES

TRAVAUX BOTANIQUES NÉERLANDAIS.

LIBRARY NEW YORK BOTANICAL GARDEN

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais,

publié par

la Société botanique néerlandaise et les Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam, de Groningue et d'Utrecht et de l'Université technique de Delft,

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt, Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XVII.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden, overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1920. — Groningue.

XR
E26
v. 17-18
1920-21

SOMMAIRE.

Articles:

Dr. A. C. J. van Goor.	Zur Charakteristik einiger Coscinodiscineae. Mit 10 Textfig.	1
J. C. Costerus.	La structure de la fleur de Canna. Avec Tab. I	26
K. Wientjes.	Accélération de la germination sous l'influence des acides	33
E. C. van den Bos.	Action stimulante des sels arotés sur la germination de l'Amarantus caudatus	69
C. Spruit P.P.zoon.	The influence of electrolytes on the tactical movement of Chlamydomonas variobilis Dangeard. With 7 Textfig.	129
A. J. M. Garjeanne.	Ueber Haplozia caespiticia Dum. Mit 6 Textfig. .	205
H. R. M. de Haan.	Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments. With 12 Textfig. . .	219
Annie M. Hartsema.	Index alphabétique . . .	325

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais,

publié par

la Société botanique néerlandaise et les Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam, de Groningue et d'Utrecht et de l'Université technique de Delft,

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt, Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XVII. Livraison 1 et 2.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van cenig artikel uit dit tijdschrift is verboden, overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1920. — Groningue.

RECUEIL

DES

TRAVAUX BOTANIQUES NÉERLANDAIS.

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais,

publié par

la Société botanique néerlandaise et les Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam, de Groningue et d'Utrecht et de l'Université technique de Delft,

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt, Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XVII. Livraison 1 et 2.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden, overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1920. — Groningue.

SOMMAIRE.

Dr. A. C. J. van Goor.	Zur Charakteristik einiger Coscinodiscineae. Mit 10 Textfig.	1
J. C. Costerus.	La structure de la fleur de Canna. Avec Tab. I	26
K. Wientjes.	Accélération de la germination sous l'influence des acides	33
E. C. van den Bos.	Action stimulante des sels arotés sur la germination de l'Amarantus caudatus	69

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Zur Charakteristik einiger Coscinodiscineae

von

Dr. A. C. J. VAN GOOR

(Aus dem Reichsinstitut für Biologische Fischereiuntersuchungen in Helder).

Vorliegende Mitteilung beabsichtigt keinen vollständigen Überblick aller holländischen Arten dieser Familie der Kieselalgen, sondern eine genaue Charakteristik der bei uns häufigsten Arten um eine Vergleichung mit den in den Gewässern unserer Nachbarländer vorhandenen Arten zu ermöglichen und die bisherigen Beschreibungen womöglich weiter zu ergänzen.

Bei der Bearbeitung standen mir das reiche Planktonmaterial des Reichsinstitutes und einige von mir selbst gefischte Planktonproben zur Verfügung. Sämtliche Abbildungen sind mit einem Zeichenapparat von Zeiss und ausser der Fig. 2 mit der 2 mM-Apochromat-Ölimmersion von Zeiss N. A. 1,4 nach Styraxpräparaten angefertigt, von Material, das ich in starker Salpetersäure ausgekocht oder dem Deckglase angetrocknet und umgekehrt auf Platinablech ausgeglüht hatte.

Da die untersuchten Planktonproben fast ausschliesslich mit Netzen (Müllergase No. 25) gefischt worden sind und die allerkleinsten zu dem Nannoplankton gehörigen Formen der Gattungen Cyclotella und Stephanodiscus daher in dem Materiale unvollständig vertreten sind, kann ich über ihre relative Häufigkeit vorläufig keine genaue Angaben machen.

NOV 1 - 1920

1. Thalassiosira baltica (Grun.) Ostf.

Ostenfeld, Jagttag. Plankt. Diat., Nyt Mag. Naturv., 1901, Bd. 39, S. 290.

Coscinodiscus polyacanthus Grun. var. *balticus* Grun. in Cleve u. Grunow, Arct. Diat., Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl., 1879, Bd. 17, S. 112. Grunow, Diat. Fr. Jos. Land, Denkschr. Kais. Akad. Wiss., Wien, 1884, Bd. 48, S. 81, Taf. 3, Fig. 17.

Coscinodiscus balticus Grun. in Cleve, Diat. Finland, Acta Soc. Fauna Flora Fennica, 1891, Bd. 8, S. 68. Aurivillius, Plankt. Balt. Meeres, Bih. Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl., 1895, Bd. 21, S. 15.

Coscinodiscus polyacanthus Grun.? Arct. Diat. S. 112, Taf. 7, Fig. 127.

Wenn die Zellen dieser Art nicht durch einen Schleimstrang zu einer Kette verbunden sind, was man besonders in konserviertem Material nur selten beobachten kann, gleichen sie genau denen von Coscinodiscus. Sie besitzen bei uns meistens einen Durchmesser von 25 bis 50 μ, doch habe ich auch kleinere bis 20 und selbst 17 μ und grössere bis 75 μ gesehen. Die Schalenseite ist flach, ein wenig convex oder in der Mitte ein wenig concav (Fig. 2*b*). Die Schalenstruktur besteht aus sechseckigen Maschen oder Poren, welche hauptsächlich in Bündeln paralleler Linien, und deshalb fasciculär angeordnet sind. Ich habe diese Porenreihen in Fig. 1 (und Fig. 3—5) grösstenteils durch parallele Linien angegeben.

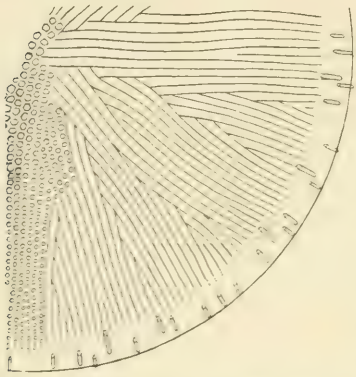


Fig. 1. *Thalassiosira baltica* (Grun.) Ostf. Alkmaarder Meer, 3 April 1918, 1500 ×.

Obgleich die Poren kleiner werden und deshalb die Reihen sich verschmälern, verbreitern die Bündel sich nach aussen hin dadurch, dass sich nach beiden Seiten neue Porenreihen anfügen. Die Reihen eines Bündels laufen demzufolge der mittleren parallel, wie bei allen Verwandten von Coscinodiscus polyacanthus und subtilis, während sie in der Gruppe von C. curvatulus einer Seitenreihe parallel sind. In den nach aussen hin offen bleibenden Sektoren liegen wieder neue Bündel. Jedoch ist diese fasciculäre Struktur niemals vollständig ausgeprägt, sehr oft fügen sich nämlich durch dichotome Verzweigung der Porenreihen neue Reihen im Innern der Bündel ein, wodurch die Struktur sich einigermassen der dichotom-radialen, welche bei den radiaten Coscinodisci wie z. B. C. biconicus und lacustris die vorherschende ist, nähern kann (Siehe ebenfalls Grunow. Fr. J. Land, Taf. 3, Fig. 17).

Die Poren sind ziemlich klein, aber in Wasser noch sichtbar. Es finden sich in der Mitte 13 bis 14, am Rande 15 bis 16 Porenreihen in 10 μ. Der Durchmesser der noch deutlich sechseckigen Poren ist in der Mitte 0,6, am Rande 0,3 μ. Diese Struktur ist deshalb sehr viel feiner als bei den an unseren Meeresküsten lebenden Coscinodiscusarten. Bei Coscinodiscus radiatus findet man z. B. 3 bis 5, bei C. biconicus (Van Breemen, Bemerk. einige Planktonf. Verh. Rijksinst. Onderzoek der Zee, Dl. 1, 1906) nach meinen eigenen Messungen an Material aus der Zuidersee 4 bis 8 Reihen auf 10 μ.

Am Rande finden sich viele grössere und kleinere Stachel, welche nicht in einem einzigen Kreis angeordnet sind. Etwas vom Rande entfernt stehen grössere Stachel mehr oder weniger (4 bis 20 μ) weit aus einander. Dazwischen und mehr dem Rande genähert aber ebensowenig genau in einem Kreise stehen kleinere, $1^1/_2$ bis 4 μ von einander entfernte Stachel (Fig. 1). Bei feststehendem Tubus ragen diese schräg aufwärts gerichteten Stachel über der Fläche,

auf welcher das Mikroskop eingestellt ist, empor und erscheinen als kleine, konische Zähnchen, wie Grunow dieselben in seiner schönen Zeichnung (Fr. J. L. Taf. 3. Fig. 17) auch tatsächlich abgebildet hat; bei höherer Tubusstellung kann man jedoch die optischen Querschnitte dieser Stachel noch weiter nach oben verfolgen. Es ist nicht leicht über die genaue Form dieser Gebilde, deren dickste 0,4 μ, also kleiner als die Wellenlänge in der Mitte des Spektrums sind und die sich deshalb den äussersten Grenzen der Sichtbarkeit nähern, ins klare zu kommen. Darum habe ich sie an sorgfältig ausgekochtem, in Styrax eingeschlossenem Materiale bei der Numerischen Apertur von 1,4 im Lichte kürzerer Wellenlänge, um die Biegungserscheinungen zu einem Minimum zurückzubringen (hinter einer starken Kupfersulfatammoniaklösung), betrachtet und dabei gefunden, dass die optischen Querschnitte dieser Nadeln oben und unten gleich sind, dass sie deshalb nicht zugespitzt, wie Grunow dieselben abbildete und nicht kopfig sind, wie sie bisweilen an ausgeglühtem Material durch angetrocknete Salzteilchen erscheinen können. Bei reichlichem Material liegt bisweilen ein Exemplar genau so schräg, dass die Stachel an einer Seite in horizontaler Lage kommen; dann sieht man leicht, sogar an frischen Exemplaren dass sie dünne, genau cylindrische Stachel von 1 bis 3 μ Länge sind.

Die hier beschriebene holländische Thalassiosira baltica ist mit den baltischen Exemplaren nicht ganz identisch und durch die Liebenswürdigkeit von Prof. Ostenfeld, der eine Probe seines authentischen Materiales aus der Faxe Bugt von 10 April 1900 gesandt hat, war ich imstande die Unterschiede genau festzustellen.

Die Art ist 1901 von Ostenfeld mit Recht in das Genus Thalassiosira gestellt worden, weil bisweilen einige Zellen durch einen feinen Schleimstrang im Centrum zusammengehalten werden und sie deshalb in dieser Gattung mit

Th. Nordenskjöldii und einigen anderen Arten zusammengehört. Letztere war im Material der Faxe Bugt ebenfalls vorhanden und obgleich sie schon beinahe 20 Jahre konserviert waren, konnte ich noch den Zusammenhang von dreizehn Zellen beobachten. Bei Th. baltica ist der Schleimstrang sehr viel zarter und ephemerisch. Es gelingt nur selten den Zusammenhang festzustellen, doch kann man bisweilen zwei, drei oder vier deutlich verkettete Zellen antreffen.

Bei diesen Betrachtungen kann man jedoch nicht unterlassen hervorzuheben, dass die auf ein einziges Merkmal begründete Gattung Thalassiosira vielleicht keine natürliche Gruppe darstellt. Und offenbar schliessen die Thalassiosira-Arten sich verschiedenen Gruppen vom Genus Coscinodiscus an. Th. decipiens, welche dem C, excentricus gewiss sehr nahe verwandt ist, gehörte dann in der Gruppe der Lineati, Th. baltica in jener der Fasciculati, Th. hyalina, gravida und bioculata vielleicht zu den Radiati.

Ostenfeld fand für seine Th. baltica eine Grösse von 60 bis 120 μ, für die Porenreihen 12 bis 14 auf 10 μ und weiter eine radiale Struktur. Dass die baltischen Exemplare sich darin wirklich von den holländischen unterscheiden, kann ich bestätigen. Ich fand im Material aus der Faxe Bugt Exemplare von 42 bis 105 μ, welche deshalb ansehnlich grösser waren als die unseren. Nahe am Rande fand ich 14, in der Mitte 12 bisweilen fast 11 Porenreihen auf 10 μ. Die Struktur ist also gröber und sie ist nicht von der Zellgrösse abhängig, denn kleinere Exemplare besitzen ebenfalls 12 bis 14 Reihen auf 10 μ. Bei vielen Exemplaren aus der Faxe Bugt fand ich noch eine mehr oder weniger fasciculäre Anordnung der Porenreihen, bei anderen waren die dichotomen Verzweigungen so zahlreich, dass die Struktur fast genau dichotom-radial erschien und erst bei genauer Beobachtung die letzten Spuren der fasciculären Anordnung gefunden wurden. Die

baltischen Exemplare unterscheiden sich deshalb von den holländischen durch ihren grösseren Diameter, gröbere Struktur und ihre viel grössere Neigung zur dichotom-radialen Anordnung der Porenreihen. Die holländischen Exemplare stimmen in diesen drei Merkmalen genau mit dem typischen Coscinodiscus polyacanthus überein, sie wären vielleicht als ganz identisch mit dieser Art zu betrachten, wenn Grunow für diese in seiner Abbildung (Arct. Diat., Taf. 7, Fig. 127) nicht nur eine Stachelreihe gezeichnet hätte. Indessen ist diese Zeichnung im Gegensatz mit seiner späteren schönen Zeichnung der var. baltica (Fr. J. L. Taf. 3, Fig. 17) offenbar stark schematisiert. Es ist nicht ausgeschlossen und sogar wahrscheinlich, dass bei den authentischen Exemplaren von Coscinodiscus polyacanthus eine unregelmässige Anordnung der Stachel vorhanden war, wie diese in Grunows Zeichnung der var. baltica so deutlich ist. Ist dies richtig, dann sind die baltischen und die holländischen Exemplare von Th. baltica ebenso verschieden wie C. polyacanthus und dessen Varietät baltica. Einstweilen scheint mir jedoch kein genügender Grund vorzuliegen um die holländischen Exemplare als eine andere Varietät den baltischen gegenüberzustellen, unter der Bedingung, dass man die Unterschiede der beiden Typen nicht aus dem Auge verliere.

In der Zuidersee wurde Thalassiosira baltica von Van Breemen (Plankton Noord- en Zuiderzee, Brill, Leiden, 1905, S. 31) angetroffen, die Grösse war ungefähr 40 μ, und die Porenreihen waren deutlich in Bündeln angeordnet. Die Exemplare der Zuidersee sind deshalb, und ebenfalls nach meinen eigenen Messungen identisch mit denen der holländischen Binnengewässer. Ich fand sie besonders im Frühjahr im Alkmaarder Meer, in der Zaan, dem Noordzeekanaal und dessen Seitenkanal bei Spaarndam. Von hier dringt sie durch die Schleusen in das weniger salzige Spaarne hinein. Südlich von diesen Schleusen und vom

Spaarndammerdijk ist sie dennoch grösstenteils durch die folgende Varietät vertreten. Am 23 April 1919 fand ich sie bei der Mooie Nel im Verhältnis 1 zu 4, bei Haarlem von 1 zu 10, während sie in den Planktonproben aus dem Zuiderspaarne nur vereinzelt vertreten ist.

Bemerkenswert ist weiter noch, dass ich am 23 April

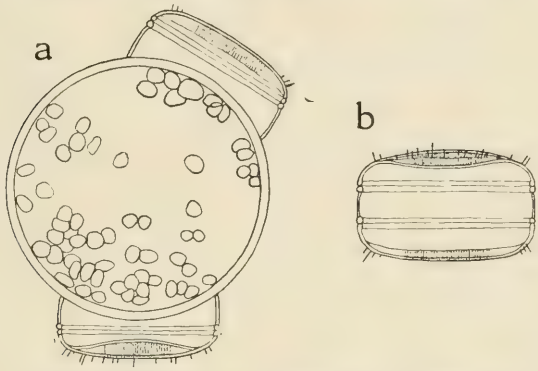


Fig. 2. Auxosporenbildung von *Thalassiosira baltica* (Grun.) Ostf., Y südlich von Zaandam, 23 April 1919, 750 ×. *a*. Nicht ganz ausgewachsene Auxospore zwischen den beiden Schalen. *b*. Gürtelseite und optischer Querschnitt eines nicht sporenbildenden Exemplars aus demselben Fang.

1919 in der Zaan, südlich von Zaandam die Auxosporenbildung beobachtete. Es war eine nicht ausgewachsene Auxospore von 46 μ Durchmesser, der noch die zwei Zellhälften von 28 μ angeheftet waren und welche ich neben einem normalen Exemplar in Fig. 2*a* abgebildet habe.

2. Thalassiosira baltica (Grun.) Ostenf. v r. **batava** var. nov.

In dem Spaarne ist die holländische Thalassiosira baltica grösstenteils von einer kleineren Coscinodiscoiden Kieselalge vertreten, welche sich bei genauer Untersuchung als dem Thalassiosira baltica (Coscinodiscus polyacanthus) sehr nahe verwandt erweist, aber damit keinenfalls als identisch betrachtet werden darf.

Die grössten Exemplare, welche ich gefunden habe, waren nur 38 μ, deshalb wieder viel kleiner als die Th. baltica des Alkmaarder Meeres. Ein deutliches Unterscheidungsmerkmal ist die weit feinere Struktur der Schalenseite. Die Porenreihen stehen in der Mitte 18 bis 20, am Rande 20 bis 22 auf 10 μ und die Poren sind deshalb auch kleiner. In der Mitte sind sie nur 0,4 μ, am Rande oft noch nicht 0,2 μ gross. Obgleich aus denen der verwandten Arten vielleicht auf sechseckige Maschen geschlossen werden darf, ist diese Form selbst im dunkelblauen Lichte nicht wahrnehmbar und erscheinen sie rundlich. Die Reihen sind auch hier in Bündeln angeordnet, aber es finden sich ebenfalls dichotome Verzweigungen (Fig. 3). Die Randstachel stehen auch hier ungefähr in zwei Kreisen, sind jedoch etwas zarter, die inneren grösseren sind von 3 bis 20 μ von einander entfernt, die äusseren, kleineren welche ebensowenig einen genauen Kreis bilden, stehen in einer Entfernung von $1^1/_2$ bis 4 μ.

Fig. 3. *Thalassiosira baltica* (Grun.) Ostf. var. *batava* var. nov., Zuiderspaarne, 15 April 1914, 1500 ×.

Die nahe Verwandtschaft mit dem Coscinodiscus polyacanthus tut uns erwarten, dass auch hier die Zellen bisweilen durch einen Schleimstrang verbunden sind. Obgleich ich sie nicht nur mit dem Planktonnetze gefischt oder centrifugiert, aber sie auch einfach aus dem Wasser geschöpft lebendig untersuchte, habe ich keine verketteten Exemplare beobachtet. Es ist jedoch möglich, dass zufälligerweise die seltene Verbindung einmal wahrgenommen wird. Wenn diese indessen niemals vorhanden wäre, müsste diese Kieselalge jedoch ohne jeden Zweifel zur Gattung Thalassiosira gestellt worden, wegen

ihrer nahen Verwandtschaft mit C. polyacanthus. Diese Verwandtschaft ist sogar so gross, dass ich sie nicht als eine gesonderte Art sondern nur als eine Süsswasservarietät betrachte und weil sie, soweit die neuere Literatur für mich jetzt erreichbar ist, nicht beschrieben worden ist, habe ich sie als var. batava aufgeführt.

Falls man in einem Präparat die beiden Formen zusammen hat, kann man sie schon bei einer Trockensystemvergrösserung (E oder F) leicht unterscheiden, weil mit dieser Vergrösserung die Struktur der typischen Art sogar in Wasser deutlich erkennbar, die zartere Struktur der var. batava jedoch gar nicht sichtbar ist und die Schalen als leere Kreise erscheinen.

Durch die Freundlichkeit von Frau Dr. A. Cleve-Euler war ich auch imstande authentisches Material der von ihr beschriebenen *Th. baltica* var. *fluviatilis* aus dem Mälarsee (Archiv Hydrob. Planktonk., 1911, Bd. 6, S. 211) mit unseren Thalassiosira-formen vergleichen zu können. Wie schon aus ihrer Beschreibung hervorgeht, ist die Mälarseeform nicht so fein als unsere var. batava. Die Exemplare, welche ich gesehen habe, waren nur wenig feiner als unsere Th. baltica aus der Zuidersee. Es scheint mir nicht unannehmlich, dass die var. fluviatilis aus der typischen gröberen Th. baltica der Ostsee hervorgegangen ist, während die var. batava aus der feineren Form der Zuidersee entstand, deshalb eine parallele Entwicklung in verschiedenen gesonderten Gegenden.

Ausser dem Spaarnegebiet wo sie im Winter und Frühling sehr häufig ist, habe ich die var. batava auch im Plankton aus dem Nieuwe Meer bei Amsterdam und dem Poel van Amstelveen gefunden. Und ebenfalls traf ich sie zusammen mit der Art in einigen Planktonproben aus den Gewässern der Stadt Amsterdam an, welche mir von Frau Dr. Wibaut-Isebree Moens zur Verfügung gestellt waren.

Diagnose. Diameter 20—38 μ, areolae minutissimae,

0,4 ad 0,2 μ, in area centrali parva indistincta inordinatae, ceterum series fasciculatas efficientes, series 18 ad 22 in 10 μ, apiculi numerosi secundum duos orbiculos subconcentricos dispositi.

3. Coscinodiscus Rothii (Ehr.) Grun.

Grunow, Diat. Fr. Jos. Land, S. 81, Taf. 3, Fig. 20 u. 22.

Coscinodiscus symmetricus Kitton u. Weissfl. (non Grev.) in A. Schmidt Atlas Diatomaceenkunde, 1875—1913, Taf. 57, Fig. 25—27.

Im Hollandsch Diep und in den anderen Gewässern zwischen den Inseln Süd-Hollands findet sich dort, wo das Wasser noch ganz süss ist, aber bei Flut vom Meereswasser zurückgetrieben wird, besonders im Nachsommer in grossen Mengen eine Coscinodiscus-art aus der Verwandtschaft von Coscinodiscus subtilis.

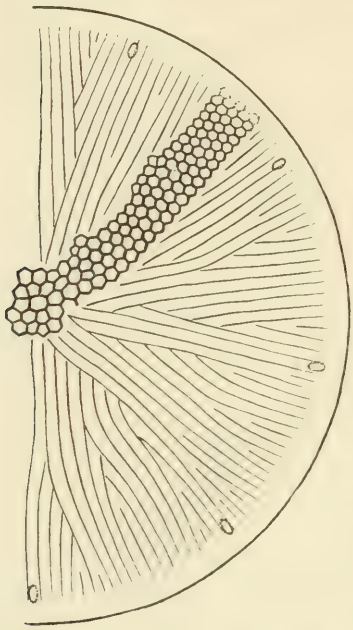


Fig. 4. *Coscinodiscus Rothii* (Ehr.) Grun. Hollandsch Diep bei Moerdijk, 10 September 1919, 1500 ×.

Die Mehrzahl der Exemplare besitzt einen Durchmesser von 40 bis 60 μ, ich beobachtete jedoch auch kleinere und grössere Zellen von 23 bis 73 μ. Die Schalenoberfläche ist bald ein wenig convex bald in der Mitte concav und zeigt deutliche sechseckige Maschen. Die Maschenreihen bilden in der Gruppe von subtilis ebenso wie in der von polyacanthus viele radiale Bündel, und in jedem Bündel sind die Reihen der mittleren parallel gelagert, während sich hier und dort durch

dichotome Verzweigung einige kürzere Reihen auch im innern der Bündel einschalten (Fig. 4). In den Sektoren zwischen den von der Mitte ausstrahlenden Bündeln befinden sich kürzere Bündel. Am Umkreise zählt man so 14 bis 20 je aus 5 bis 12 Reihen bestehende Bündel. In der Mitte findet man 8 oder 8 bis 9, am Rande 12 oder 11 bis 12 Poren auf 10 μ. Auf dem cylindrischen Teile der Schale stehen sie 20 auf 10 μ.

Nicht weit vom Rande scheinen die Zellen meistens einen Kreis 7 bis 12 breiterer oder schmälerer Stachel zu tragen, welche 12 bis 20 μ von einander entfernt sind. Sie stehen nicht immer genau in der Mitte der Bündel, wie Van Heurck (Synopsis des Diatomées de Belgique, Texte, S. 218) bei C. Rothii es erwähnt und A. Schmidt sie tatsächlich abgebildet hat (C. symmetricus). Dagegen stehen sie sicher nicht interfasciculär, wie bei C. odontophorus, glacialis und den stacheltragenden Formen von C. subtilis. Sie stimmen hierin genau mit Grunow's Abbildung von C. Rothii aus dem Elbeschlamm bei Wedel überein und stehen bald in der Mitte bald mehr seitlich, bisweilen nahe am Rande der Bündel. Die Stachel sind nach Grunow nicht immer deutlich (Fr. J, L. S. 81) und in dem Hollandsch Diep fand ich viele Exemplare, wobei sie gar nicht sichtbar waren. Diese vielleicht stachellosen Exemplare können jedoch nicht zum stachellosen C. Normanni gehören, weil sie ebenfalls am Rande 12 Reihen auf 10 μ zeigen, während C. Normanni am Rande eine gröbere Struktur von 8 bis 9 auf 10 μ besitzt.

Coscinodiscus subtilis var. fluviatilis aus dem Lesum ist von Lemmermann nicht abgebildet worden und er hat auch nicht erwähnt, ob die Stachel interfasciculär oder auf den Bündeln stehen und auch nicht wieviele Reihen sich in den Bündeln vorfinden, was in Ermangelung des authentischen Materiales eine Identifizierung sehr erschweren muss. Weil er für seine var. fluviatilis jedoch in der

Mitte 10 Poren auf 10 μ erwähnt, und ich bei den Holländischen Exemplaren in der Mitte immer weniger als 9, meistens 8 fand, glaube ich nicht bei unserer Art an die var. fluviatilis denken zu können.

Ausser der Grösse, welche Van Heurck für C. Rothii als 25 bis 38 μ, De Toni (Sylloge algarum omnium) als 70 bis 170 μ angibt, stimmen sie nur mit dieser Art überein, welche nicht nur in salzigem sondern auch in süssem Wasser vorkommt. Van Heurck fand sie in grosser Menge in der Schelde bei Antwerpen.

Eine Eigentümlichkeit, welche ich nicht in der Literatur erwähnt finde, zeigen die Stachel dieser Art, die nicht wie bei Thalassiosira baltica nach aussen hervortreten, sondern im Innern der Zelle liegen und schräg nach innen gerichtet sind, wovon man sich bei der genauen Betrachtung der Innenseite einer leeren Schale leicht überzeugen kann. Wie die Stachel bei anderen verwandten Arten beschaffen sind, kann ich nicht entscheiden, bei C. Rothii unserer Gewässer liegen sie sicher im Innern.

In unseren Flüssen ausser dem Aestuariengebiet d. h. in der Maas, Waal und Lek habe ich diesen Coscinodiscus nicht beobachtet [1]).

Eine Planktonprobe, die am 19 August 1913 in der Elbe 20 km unterhalb Hamburgs gefischt worden war und welche die gewöhnliche Elbeform von Coscinodiscus subtilis enthielt, wurde mir in liebenswürdiger Weise vom Prof. Hentschel in Hamburg zur Verfügung gestellt. Soweit ich nach dieser Probe darüber urteilen kann, handelt es sich in der Elbe um einen Coscinodiscus, der von unserer Form einigermassen verschieden ist. Die Zellen sind ein wenig grösser. Die Stachel sind kaum

[1]) Diese Art wurde vom Herrn M. de Koning unter dem Namen C. subtilis schon 1910 für die Nieuwe Maas erwähnt (Water, Bodem en Lucht I 1910—11, S. 124).

oder nicht sichtbar. Wenn aber eine halbe Schale, die Hohlseite nach oben gewandt, im Präparat sich vorfindet, zeigen sich unter der Immersion die sehr kleinen Stachel an der Innenseite ungefähr interfasciculär eingepflanzt. Die Schalenstruktur ist in der Mitte ein wenig gröber, sogar bis 6 Poren auf 10 μ. Diesen beiden Merkmalen zufolge kann man die Elbe-exemplare nur mit dem Namen C. *subtilis* Ehr. belegen, sie decken sich nicht mit der Be-

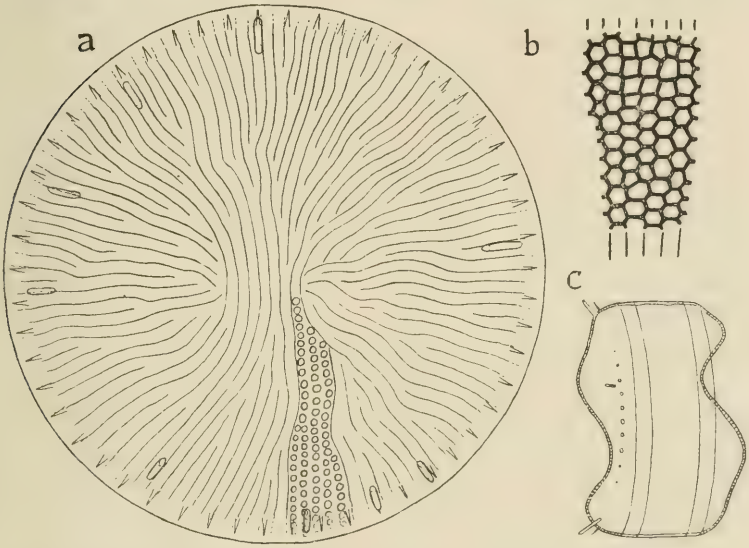


Fig. 5. *Coscinodiscus lacustris* Grun. Graben hinter der Mühle am Gein bei Abcoude, 30 September 1916. a. Schalenseite 2250 ×. b. Ein kleiner Teil der Oberfläche, dunkelblaues Licht, 3000 ×. c. Gürtelseite und optischer Querschnitt eines etwas schief liegenden Exemplares, 1000 ×.

schreibung von C. Rothii und ebenso wenig kann man sie mit der var. fluviatilis identifizieren.

4. Coscinodiscus lacustris Grun.

Cleve u. Grunow, Arct. Diat., S. 114. Grunow, Fr. Jos. Land, S. 85, Taf. 4, Fig. 30. Van Heurck, Synopsis Diat. Belgique, 1884, Atlas, Suppl. C, Fig. 42, Texte, S. 218. A. Schmidt, Atlas, Taf. 225, Fig. 16—18.

Diese Art zeigt eine stark wellig gefaltene Schalenseite, wie es in Fig. 5c an dem auf der Gürtelseite liegenden Exemplare abgebildet ist. Ebenso kommt die Faltung bei auf der Schalenseite liegenden Exemplaren zum Ausdruck, weil in der einen Hälfte ein Teil der Schale über, in der anderen Hälfte unter der Einstellungsfläche liegt, wodurch in beiden Fällen die Struktur undeutlich wird. Für die Grösse der Zellen konnte ich 19—46 μ feststellen, während Van Heurck 15—60, Grunow 13—35, De Toni 30—75 μ angeben. Die Porenreihen sind dichotom verzweigt, und deshalb ist die Struktur radial. Die Reihen sind häufig stark hin und hergebogen und stehen 12 bis 15 auf 10 μ. Hart am Rande findet man einen einzigen Kreis kleiner Stachel, welche 6 (5 bis 7) auf 10 μ stehen und meistens den durchschimmernden Poren zufolge ziemlich undeutlich sind. Etwas mehr vom Rande entfernt, finden sich noch einige grössere sehr verschieden weit aus einander stehende Stachel.

De Tonis Angabe (Sylloge II, S. 1290), dass die Porenreihen 6 bis 10 auf 10 μ stehen, ist sicher falsch. Grunow (Arct. Diat., S. 114) fand bei den Exemplaren aus Wisebach und Wighton 10 oder 11 auf 10 μ, Van Heurck (Synopsis, Texte, S. 218) erwähnt 10 bis 11, und bildet (Atlas, Suppl. C, Fig. 42) 12 bis 13 ab. Die schönen Figuren von F. Fricke (A. Schmidt, Atlas, Taf. 225) haben 11 bis 15 und meine Exemplare besitzen 12 bis 15 Reihen auf 10 μ.

Die ziemlich kleinen Poren erscheinen bei schwächerer Vergrösserung als dunkle Punkte, weshalb Van Heurck (Traité des Diatomées, 1899, S. 530—533) diese Art mit C. subtilis zu seinen „Ponctuées" stellt. Bei stärkerer Vergrösserung (A. Schmidt, Atlas, Taf. 225, Fig. 16b u. 19 und unsere Fig. 5b) erscheinen sie jedoch als vier- bis sechseckige Maschen, weshalb diese Art wohl besser zu den „Alveolées" zu stellen ist.

Ich traf diese Art in den holländischen Gewässern bis jetzt nur in kleinen Mengen an, z. B. im Zuider-Spaarne und im Merwedekanal bei Nigtevecht. Nur einmal in einem Graben hinter der Geinmühle bei Abcoude waren sie in grosser Menge vorhanden [1]).

5. Cyclotella striata (Kütz.) Grun.

Cleve u. Grunow, Arct. Diat., S. 119. Van Heurck, Synopsis, S. 213, Taf. 92, Fig. 6—8. A. Schmidt, Atlas, Taf. 223, Fig. 9—13.

Cyclotella stylorum Brightw., Van Heurck, Taf. 92, Fig. 2—5, Schmidt, Taf. 223, Fig. 6—8.

Coscinodiscus striatus Kütz., Diat., 1844, S. 131, Taf. 1, Fig. 8.

Die typische Cyclotella striata fand ich nur sporadisch in Grössen von 13 bis 29 μ. Für die typische Art wird eine Grösse von 30 bis 80 μ angegeben, unter den von Van Heurck abgebildeten Varietäten sind jedoch kleinere Exemplare bis 11 μ vorhanden, Schmidt bildet Exemplare von 18 bis 50 μ ab. Es handelt sich deshalb bei uns um kleine Exemplare dieser Art. Die für Cyclotella typische Randstreifen befinden sich nach De Toni (Sylloge II, S. 1352) 7 bis 12 auf 10 μ. In den meisten Abbildungen von Van

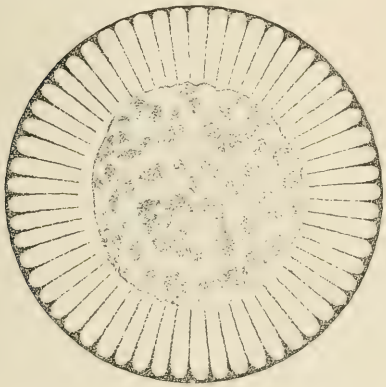


Fig. 6. *Cyclotella striata* (Kütz.) Grun. Hollandsch Diep, 10 September 1919, 2250 ×.

[1]) Nach Lauterborn (Sitz. Ber. Heidelb. Akad. Wiss., 1918, S. 38) soll auch C. lacustris in unseren Aestuarien oft in grösseren Mengen auftreten, ich habe diese Art bis jetzt jedoch noch nicht beobachtet.

Heurck und Schmidt stehen jedoch 9 bis 10 Streifen, nur selten 8 oder 11 auf 10 μ und ich fand ebenfalls bei allen Exemplaren dieselbe Breite 9 bis 10 auf 10 μ.

Das Mittelfeld zeigt dunkle Flecken, welche selbst die stärksten Vergrösserungen nicht in Punkte aufzulösen vermögen und welche ich in Fig. 6 nur wegen der zincografischen Reproduktion durch feine Punkte angegeben habe. Bisweilen sind die Flecken unregelmässig, in anderen Fällen sind sie mehr rundlich oder kreisförmig aber niemals sind es scharf umschriebene Poren, wie bei anderen Cyclotella-Arten (Fig. 8). Zwischen diesen Flecken und den Randstreifen bleibt meistens ein schmaler hyaliner Saum, welche von Van Heurck und Schmidt ebenfalls abgebildet worden ist. Exemplare mit der bisweilen vorhandenen halbmondförmigen Reihe gröberer Punkte, welche Grunow schon 1879 als nicht immer vorhanden angab, habe ich nicht gefunden.

Ich traf diese Art nur sporadisch im Netzplankton des Spaarne an, auch nördlich von Spaarndam in mehr salzhaltigem Wasser und weiter in verschiedenen Planktonproben des süssen Wassers unserer Flussmündungen.

6. Cyclotella **laevissima** spec. nov.

Viel häufiger als die vorige ist in unseren Flüssen und Binnengewässern eine Cyclotella, welche sich von C. striata sogleich unterscheiden lässt durch das ganz durchscheinende Mittelfeld und die gröberen Randstreifen (Fig. 7). Ich fand sie in Grössen von 9 bis 25 μ, mit einer Randbreite von 3 bis 5 μ, welche nicht abhängig vom Diameter ist. Die Randstreifen stehen 6 bis 8 auf 10 μ. Das Mittelfeld ist ganz und gar hyalin, nur dann und wann finden sich dort selbst an ausgekochten, ganz reinen Exemplaren zwei excentrische Körner, bisweilen auch drei, ein oder gar nichts. Es ist nicht leicht zu entscheiden, ob diese Körner wirklich zu der Kieselwand gehören. Nach der Betrachtung jedoch vieler getrockneten und in Styrax eingeschlossenen Exem-

plare glaube ich, dass sie wohl zum Mittelfeld gehören, obgleich sie nicht immer vorhanden sind. Andere Strukturen besitzt das Mittelfeld gar nicht, es ist jedoch nicht unmöglich, dass in noch stärker brechenden Medien eine Struktur erscheinen würde. Bisweilen kann man nämlich bei bestimmten Exemplaren und vielleicht sehr günstiger Beleuchtung eine sehr undeutliche radiale Streifung wahrnehmen, welche jedenfalls von der Fleckenzeichnung bei C. striata grundverschieden ist. Das Mittelfeld ist, wie die optischen Querschnitte auf der Gürtelseite liegender Exemplare uns zeigen, fast ganz flach oder einigermassen wellig gebogen (Fig. 7b). Am Rande kann man bisweilen sehr feine, durchsichtige Stachelchen beobachten, deren Länge etwa 1 μ und deren grösste Dicke noch nicht

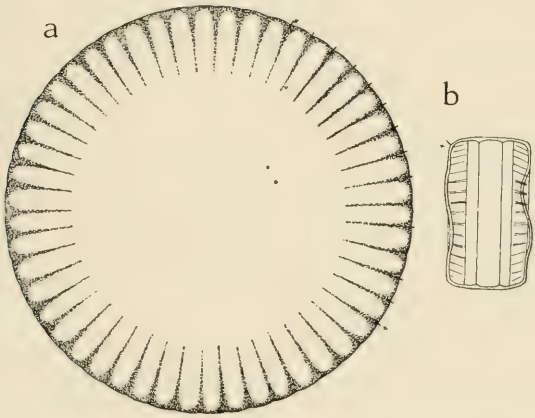


Fig. 7. *Cyclotella laevissima* sp. nov. a. Schalenseite, Zuiderspaarne, 15 April 1914, 2250 ×. b. Gürtelseite und optischer Querschnitt eines Exemplares aus dem Poel van Amstelveen, 21 October 1916, 1000 ×.

0,2 μ beträgt, wodurch sie sehr schwer wahrnehmbar sind und nur im dunkelblauen Licht deutlicher erscheinen. Sie sind bisweilen abgebrochen ebenso wie bei Stephanodiscus Astraea, stehen jedoch auf allen Radien, wie Schmidt sie bei Cyclotella Meneghiniana abgebildet hat. In Fig. 7

habe ich sie nach der Beobachtung an anderen Exemplaren bei ×× eingezeichnet.

Es gibt bei Cyclotella striata einige Varietäten, die ein fast glattes Mittelfeld besitzen und bei welchen die dunklen Flecken nur schwach sind, z. B. bei den var. mesoleia Grun., subsalina Grun. und bipunctata A. Schmidt. Weil überdies bei C. striata und deren Varietäten (Cleve u. Grunow, Arct. Diat., S. 119; Van Heurck, Taf. 92, Fig. 2 u. 10) bisweilen Stachel vorhanden sind, könnte man bei unserer Cyclotella vielleicht an eine Varietät dieser Art, mit der sie anscheinend am meisten verwandt ist, denken. Bei den Varietäten von C. striata sind indessen die Randstreifen immer schmäler (9 bis 10 auf 10 μ) und sind die für diese Art typischen Flecken im Mittelfelde noch sichtbar. Besonders ist neben dem ganz anderen Mittelfelde die andere Anordnung der Stachel in Van Heurcks Abbildungen ein genügender Grund, um diese Cyclotella als eine gesonderte Art, welche ich wegen ihres glatten Mittelfeldes C. laevissima genannt habe, aufzuführen.

Von C. Kützingiana unterscheidet sie sich deutlich, weil bei dieser Art die Randstreifen 12 bis 14 auf 10 μ stehen und das Mittelfeld meistens Poren besitzt. Bei C. operculata stehen sogar 15 bis 16 Streifen auf 10 μ und sind grössere Stachel vorhanden, welche viel weiter aus einander und nicht am Rande stehen.

Ich fand diese Art das ganze Jahr hindurch im Netzplankton unserer Flüsse (Hollandsch Diep, Lek, IJsel, Waal und Maas) und Binnengewässer z. B. im Spaarnegebiet, auch nördlich von Spaarndam, im Nieuwe Meer, Poel van Amstelveen, Abcouder Meer, Gein und Merwedekanal; jedoch nur selten in grösseren Mengen.

Diagnose. Diameter 9 ad 25 μ, margo 3 ad 5 μ latus, crasse striatus, quasi costatus, costae 6 ad 8 in 10 μ, in margine ultimo interdum spinae minimae in singulis radiis, centrum laevissimum et hyalinum, interdum cum

duobus punctulis excentricis, facies connectivalis plus minus undulata aut fere plana.

7. Cyclotella comta (Ehr.) Kütz.

Van Heurck, Synopsis, S. 214, Taf. 92, Fig. 16—23 u. Taf. 93, Fig. 1—9. A. Schmidt, Atlas, Taf. 224, Fig. 1—4 u. 13—25.

Für die Grösse der Zellen fand ich 11 bis 27 μ, während Van Heurck $7^1/_2$ bis 30 angibt und Schmidt auch Exemplare von 35 μ abgebildet hat. Die optischen Querschnitte auf der Gürtelseite liegender Exemplare zeigen, dass das Mittelfeld nicht wellig gefaltet, sondern nur regelmässig convex oder concav gebogen ist, wodurch die Zellen biconvex,

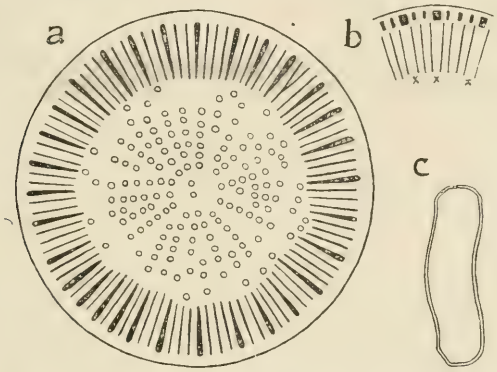


Fig. 8. *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz. Gewässer beim Bahnhof Hedel unweit der Maas, 18 März 1916. a. Schalenseite, 2250 ×. b. Teil des Randes bei etwas tieferer Tubusstellung, 2250 ×. c. Optischer Querschnitt eines auf der Gürtelseite liegenden Exemplares 1000 ×.

biconcav, oder an der einen Seite convex, an der anderen concav erscheinen (Fig. 8c, und Schmidt Taf. 224, Fig. 15, 25a, 13a u. 16). Der Rand ist fein gestreift mit 15 bis 17 Streifen auf 10 μ, deren jeder zweite, dritte oder vierte kräftiger ist. Das Mittelfeld ist durch runde Poren sehr deutlich radial punktiert. Bei etwas tieferer Einstellung (Fig. 8b) sieht man noch kurze Streifen hart am Rande

mit den innern abwechseln. Dies ist jedoch nur scheinbar so; die dunklen Streifen erscheinen bei tieferer Tubusstellung weiss und sind am äussersten Rande noch schwarz, weil sie dort tiefer liegen. Bei ×× liegen die breiteren Streifen, welche ich in Fig. 8a schwarz gezeichnet habe.

Mit einem Trockensystem ist es schwer möglich zu unterscheiden, ob die dunklen Stellen am Rande Stachel, wie bei C. operculata, oder breitere schwarze Radien sind. Mit der Immersion ist jedoch das letzte sehr deutlich. Auch bei schräg liegenden Exemplaren kann man am Rande keine Stachel beobachten.

Die Anordnung der Poren im Mittelfeld ist immer mehr oder weniger deutlich, oft sehr genau radial, dessenungeachtet habe ich unsere Exemplare nicht als var. radiosa Grun. aufgeführt, weil diese Varietät hinfällig geworden ist, seit A. Schmidt gezeigt hat, dass die Anordnung der Poren immer mehr oder weniger radial ist und wie er sagt, nach Brun diese Bemerkung für die recenten Süsswasserformen jedenfalls zutreffend ist (Schmidt, Atlas, Taf. 224).

Diese Art habe ich nur sporadisch angetroffen z. B. in der Lek, in verschiedenen Planktonproben des Spaarnegebietes, in dem Poel von Amstelveen, nur einmal fand ich sie in grosser Zahl im Plankton eines stehenden Gewässers unweit des Bahnhofs Hedel.

8. Stephanodiscus Hantzschii Grun.

Cleve u. Grunow, Arct. Diat., S. 115, Taf. 7, Fig. 131 u. 132. Schmidt, Atlas, Taf. 225, Fig. 23—29.

St. Hantzschianus Grun. in Van Heurck, Synopsis, S. 216, Taf. 95, Fig. 10 u. 11.

Die schönsten Exemplare dieser Art habe ich im Plankton unserer Flüsse gefunden; ihr Durchmesser war 10 bis 18 μ, einige waren kleiner bis 8 μ.

Sie sind kenntlich durch ihren deutlichen Stachelkranz. Wie Fig. 9c zeigt, ist die Schalenoberfläche flach und

trägt sie die Stachel am Rande, wo diese schräg nach aussen gerichtet und spits sind, wie aus Fig. 9b, wo sie in horizontaler Lage abgebildet sind, ersichtlich ist. Sie stehen bei unseren Exemplaren 6 bis 10 auf 10 μ, wie auch Schönfeldt (Pascher, Süsswasserflora Deutschlands) es erwähnt und nicht 6 bis 9 wie Van Heurck und De Toni angeben. Die sehr zarte Struktur ist in Wasser niemals wahrnehmbar und selbst in Styrax unter einer Immersionslinse ist sie meistens gar nicht, bisweilen einigermassen, selten deutlicher sichtbar. Man findet dann, wie es für Stephanodiscus nach Grunow charakteristisch ist „vom Centrum auslaufend, radiale glatte Linien zwischen denen zarte Punktreihen sich besonders gegen den Rand in grösserer Anzahl verbinden" (Arct. Diat., S. 114. Schmidt, Atlas, Erläuterung bei Taf. 222). Die glatte Linien stehen genau vor den Stacheln, genauer als Grunow sie abgebildet hat. Die nach aussen sich verbreiternden Punktierten Felder bestehen in der Mitte aus einer Reihe, nach aussen hin sind sie von zwei Reihen sehr kleiner Pünktchen begrenzt, zwischen denen die Oberfläche etwas dunkler ist, was ich wegen der Reproduktionsweise durch noch feinere Punktierung angegeben habe. Nach sehr vieler Mühe habe ich im Innern dieser Felder, welche in der Abbildung noch viel zu dunkel sind, hier und da noch einige zerstreute Pünktchen wahrnehmen zu können gemeint. Bei etwas anderer Tubusstellung sind die glatten

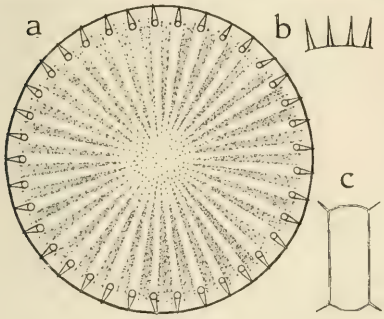


Fig. 9. *Stephanodiscus Hantzschii* Grun., Hollandsch Diep, 10 September 1919. a. Schalenseite 2250 ×. b. Einige Zähne eines schräg liegenden Exemplares in horizontaler Ansicht, 2250 ×. c. Optischer Querschnitt eines auf der Gürtelseite liegenden Exemplares, 1000 ×.

Linien dunkel. Auch beim schönsten Exemplar ist es mir nur gelungen vier Radien mit dem Zeichenapparat genau abzubilden, die anderen sind diesen vier analogisch eingezeichnet.

Die kleinsten Exemplare von 8 bis 10 μ fallen durch ihre Kleinheit unter der Varietät *pusillus* Grun, welche bisweilen längere Kieselfäden trägt.

Ausser den schönen Exemplaren unserer Flüsse (Hollandsch Diep, Lek, IJsel, Waal und Maas) habe ich kleine von 7 bis 10 μ, welche deshalb zur Varietät pusillus

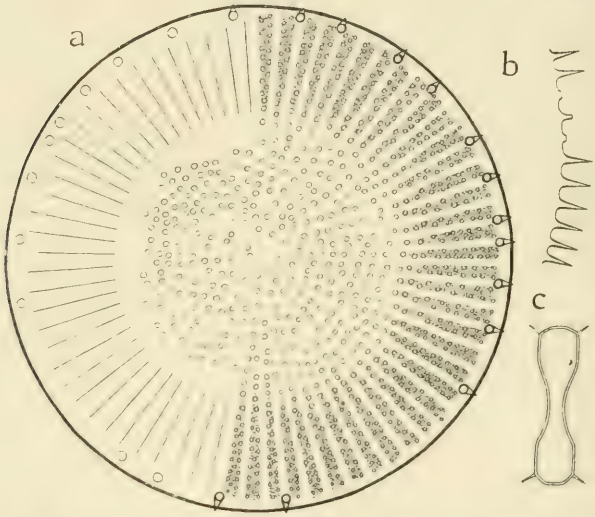


Fig. 10. *Stephanodiscus Astraea* (Ehr.) Grun. var. *spinulosus* Grun. a. Schalenseite, Hollandsch diep, 10 September 1919, 2250 ×. b. Einige Zähne eines schräg liegenden Exemplares in horizontaler Ansicht, Zuiderspaarne, 15 April 1914, 2250 ×. c. Optischer Querschnitt eines auf der Gürtelseite liegenden Exemplares, Gewässer beim Bahnhof Hedel unweit der Maas, 18 März 1916, 1000 ×.

gehören im Plankton verschiedener Stellen des Spaarnegebietes auch im mehr salzhaltigen Wasser nördlich von Spaarndam, im Poel van Amstelveen und im Merwedekanal bei Nigtevecht beobachtet.

9. Stephanodiscus Astraea (Ehr.) Grun. (var. spinulosus Grun.).

Grunow, Fr. Jos. Land, S. 101, Taf. 5, Fig. 2. Van Heurck, Synopsis, Taf. 95, Fig. 6. Schmidt, Atlas, Taf. 226, Fig. 6—15.

Die Grösse der von mir gefundenen Exemplare ist in unseren Binnengewässern 9 bis 31 μ; im Plankton unserer Flüsse fand ich auch grössere bis 53 μ. Im Gegensatz zu der vorigen Art ist hier die Schalenstruktur sehr deutlich. Auch hier wechseln helle Streifen, mit nach dem Rande hin verbreiterten Porenreihen ab. Die Porenfelder sind in ihrem verbreiterten Teil wieder dunkler, nach der Mitte bestehen sie ziemlich bald aus einer einzigen Reihe, während sehr oft diese Reihen nicht genau radial angeordnet sind, die radialen Reihen sind hier sogar sehr oft verwischt. Dadurch das überdies dieser mittlere Teil convex oder concav gewölbt ist, entsteht bei der Betrachtung mit einem die Stachel nicht deutlich zeigenden Trockensystem sehr leicht das Bild einer Cyclotella mit dunklen Randstreifen und einigermassen radial punktiertem Centrum. Die Streifen stehen verschieden weit auseinander, bei unseren Exemplaren 7 bis 10 auf 10 μ.

Die in der Gattung Stephanodiscus meist kräftigen Stachel sind hier nicht regelmässig vorhanden. In den obenerwähnten Abbildungen von Grunow und Van Heurck scheinen sie als Regel um je zwei oder drei Punktreihen vorhanden zu sein und solche Exemplare sind mir öfters zu Gesicht gekommen; bei dem in Fig. 10a abgebildeten Exemplar ist die Anordnung nicht so regelmässig, zweimal sind sie bei jedem Streifen vorhanden, anderswo fehlen sie über 8 oder 10 Reihen. In seltenen Fällen fand ich Exemplare, die nur einige wenige oder sogar keine Stachel trugen. Besonders an nicht geglühten aber einfach getrockneten Exemplare findet man die Stachel zwischen allen Porenreihen; auch hier fehlen jedoch öfters viele Stachel.

Es scheint deshalb dass sie leicht abgebrochen werden. Eine Stachelreihe mit drei gebrochenen Stacheln eines in Styrax schräg liegenden Exemplares (10b) stützt noch die Meinung, dass bei St. Astraea ebenso wie bei St. Hantzschii zwischen allen Reihen Stachel vorhanden sein müssen. Die schönen Figuren von Fricke in Schmidts Atlas führen zu demselben Ergebnisse. Auf Taf. 226 sind in den Figuren 1, 13 u. 15 die Stachel sehr unregelmässig vorhanden, in Fig. 18—20 fehlen sie ganz, während bei den Fig. 2 u. 4 ebenso wie ich es so oft bei unseren Exemplaren fand, zum Teil die Stachel zwischen allen Reihen vorhanden sind, an andern Stellen ganz fehlen. Auch die angeblich (Van Heurck, Taf. 95, Fig. 5) stachellose typische Art bildet Schmidt mit Stacheln ab (Taf. 226, 1—5; 228, 13—16; 266, 18—19). Es ist deshalb wahrscheinlich dass bei stachellosen Exemplaren die Stachel abgebrochen sind und dass man die var. spinulosus Grun. besser fallen lassen kann, ebenso wie die var. radiosa bei C. comta.

Die kleinsten von mir gefundenen Exemplare fallen nach ihrer Grösse unter der var. *minutulus* (Kütz.) Grun. und könnten zu dieser Varietät gestellt worden. Ich führe sie hier jedoch nicht unter diesem Namen auf, weil ich sie ohne weitere Differenzen in allen allmähligen Übergängen von 9 μ bis zur Grösse von 53 μ gefunden habe.

Ich traf diese Art in ziemlich grosser Anzahl in dem Plankton des Spaarnegebietes an, auch nördlich von Spaarndam, in dem Nieuwe Meer, in grosser Zahl in einem Gewässer beim Bahnhof Hedel und meist sporadisch in unseren Flüssen (Hollandsch Diep, Lek, IJsel und Waal, jedoch wenigstens bis jetzt nicht in der Maas).

Bei der Korrektur dieses Bogens bemerke ich, dass die Grösse der Figuren 6 u. 7 bei der Reproduktion nicht genau beachtet ist, während namentlich bei diesen beiden Figuren wegen der nahen Verwandtschaft eine Vergleichung bei derselben Vergrösserung erwünscht wäre; diese ist nun nicht 2250 ×, sondern in Fig. 6 2450 ×, und in Fig. 7a u. b. resp. 2150 × und 955 ×.

La structure de la fleur de Canna

par

J. C. COSTERUS.

Maintenant que la saison approche où les parterres du Canna vont étaler leur rouge, orange et jaune brillants, je me propose d'attirer encore une fois l'attention sur la question si la structure de cette fleur est assez connue de nos jours et s'il y a encore des botanistes qui persistent dans l'opinion que la seule étamine du Canna serait semi-pétaloide. De nouvelles observations faites au matériel ramassé à l'automne de 1919 m'engagent à mettre ce sujet de nouveau sur le tapis. J'espère que beaucoup de botanistes prendront la peine de mettre à l'épreuve les détails de mon exposition par l'examen de fleurs vivantes, de préférence de ces variétés qui ont été créées par le célèbre cultivateur Crozy.

Je cite trois points dont je veux parler 1° l'accoupleur, 2° la syndromie, 3° la valeur morphologique du style.

L'accoupleur.

Par ce nom je désigne le staminode qui lie le style à l'étamine et dont le pli longitudinal presse l'anthère déhiscente si fermement contre la face opposée du style que tout le pollen y adhère en ovale allongé. Après le dépot du pollen l'accoupleur se rélâche de sorte que

l'anthère et le style s'éloignent l'un de l'autre. L'anthère vidée se présente alors comme un appendice de l'accoupleur et produit en effet la fausse impression d'être la moitié fertile d'un semi-staminode. Nos figures mettent la justesse de notre explication hors de doute. La figure 1 montre à droite que l'accoupleur embrasse la base du style et s'y attache fermement, tandisqu'à gauche il s'unit au filament de l'étamine. En inspectant la face extérieure de l'accoupleur (fig. 2) on remarque que son bord prend le dos du filament de l'étamine et se prolonge jusqu' à la moitié de l'anthère. Si l'on détache soigneusement l'accoupleur de l'étamine on constate facilement que l'étamine et l'accoupleur sont opposés à différents phyllodes: l'accoupleur est opposé à un des trois pétales, l'étamine à une des „ailes" (staminodes) extérieures (fig. 3).

Or les nouvelles observations que j'ai faites sur des fleurs plus ou moins anomales m'ont fait constater trois choses 1° l'accoupleur s'attache seulement au style et n'a pas pu se développer assez pour se joindre à l'étamine (fig. 4). Que cette étamine est plus petite qu'à l'ordinaire ne change rien à l'argument; on comprend facilement que la même cause qui à empêché la cohérence de l'accoupleur avec l'étamine a aussi arrêté le développement normal de celle-ci. Du reste cette étamine est opposée à la même aile extérieure que représente la figure 3. Deuzièmement nous citons la figure 5, qui montre une étamine normale mais un accoupleur incomplet dont le bord gauche ne trouve point d'appui dans le style, ce dernier organe étant complètement avorté. Troisièmement j'ai trouvé une fleur où l'accoupleur était complètement absent et par suite les deux organes sexuels non seulement manquaient de toute liaison mais s'étaient écartés à assez grande distance (fig. 6).

Or ces observations s'accordent parfaitement avec ce que j'ai dit il y a quelques années de l'origine double de

„l'étamine semipétaloide"[1]) et confirment qui ce il y a longtemps a été supposé par Lestiboudois et Dickie.

Il s'ensuit que „l'étamine semipétaloide" doit être considérée dorénavant comme un organe tout spécial servant à rapprocher des deux organes sexuels, à presser l'anthère ouverte contre la face antérieure du style. Ce dernier s'est transformé par un élargissement considérable en un réservoir pour le pollen, que les insectes ne tarderont pas à enlever pour le déposer sur le stigma plus haut de la même ou d'une autre fleur. Quant à sa valeur morphologique l'accoupleur appartient en vertu de sa position épipétale au cercle intérieur des étamines, les deux autres membres de ce cycle étant le labelle et la seule „aile" intérieure.

Le cycle extérieur des staminodes consiste dans les variétés dites Crozy souvent de trois ailes, mais dans la majorité des cas une de ces ailes (la droite, antérieure) manque comme dans les Maranta.

La seule étamine fertile est opposée à une des ailes extérieures et doit être considérée comme un dédoublement de cette aile. Il y a aussi des Canna où l'aile elle-même manque tandis que l'anthère est présente. Ce fait provoque la question si peut-être inversement toutes les ailes ont été produites par des étamines fertiles et ont fait disparaitre leurs mères avec une seule exception savoir celle dont il s'agit en ce moment.

La syndromie des fleurs.

Comme tout le monde sait les pédoncules portent de petits cicinni, ordinairement composés de deux fleurs; quelquefois une troisième fleur se présente dans l'aisselle

[1]) Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, 2e Série, Vol. XIV, p. 173 et Vol. XV, p. 76.

d'une des bractées de la fleur no. 2. Celle-ci est entourée de deux bractées et provient à la base de la fleur no. 1 de l'aisselle d'une bractée un peu plus forte. La fleur no. 1 correspond à notre oeil droit, l'autre conséquemment est située à gauche. Nous faisons remarquer comme Eichler que dans toutes les fleurs le labelle est situé à droite et l'accoupleur à gauche; l'étamine adhère au bord antérieur de l'accoupleur, la base du style est embrassé par son bord postérieur. C'est cette position qui fait l'impression de syndromie.

Il ne faut cependant pas perdre de vue que la distinction qu'on fait d'habitude entre syndromie et antidromie ne s'appuie pas autant sur la position des organes sexuels que sur celle des enveloppes de la fleur. On n'a qu'à penser au nombre anomal des organes sexuels p. e. à la pluralité des étamines et à la réduction des pistils pour être convaincu que ce n'est généralement pas ces organes qui peuvent établir la distinction entre syndromie et antidromie.

Comparons maintenant encore les Maranteae et les Canneae du même point de vue: les Maranteae présentent, sauf un petit nombre d'exceptions [1]) une parfaite antidromie, autant dans les enveloppes floraux que dans les organes sexuels.

Mais que font les Canna? Elles montrent dans les organes sexuels une homodromie absolue, mais dans les enveloppes floraux au contraire une irrégularité frappante; il y a conséquemment une indépendance compléte des organes sexuels par rapport aux enveloppes: le calyce et la corolle.

Non seulement que le calyce et la corolle de la même fleur montrent souvent la même succession, ce qui n'arrive jamais dans les Maranta, mais maintes fois aussi la fleur

---

[1]) Vol, XV, 2e Série, p. 82.

gauche fait voir la même succession tandisque sa jumelle a un calyce gauche avec une corolle à droite [1]).

Si en effet l'assertion de Eichler fût exacte, la relation entre les deux fleurs doit devrait être exprimée ainsi:

fleur gauche: calyce *g*, corolle *d*, fleur droite: calyce *g*, corolle *d*, ou

fleur gauche: „ *d*, „ *g*, „ „ „ *d*, corolle *g*.

J'ai demandé, il y a quelques mois, à Monsieur le docteur J. J. Smith à Buitenzorg (Java) de me procurer la position des enveloppes floraux chez quelques Canna. M. Smith à fin de les pouvoir comparer avec mes propres expériences [2]) eut l'amabilité de m'envoyer les indications suivantes:

	Fleur gauche				Fleur droite			
A.	calyce	*d*	corolle	*d*	calyce	*d*	corolle	*g*
B.	„	*d*	„	*d* (4 fois)	„	*g*	„	*d* (4 fois)
C.	„	*g*	„	*d*	„	*g*	„	*d*
	„	*d*	„	*d* (2 fois)	„	*g*	„	*d* (2 fois)
	„	*d*	„	*d*	„	*d*	„	*d*
D.	„	*d*	„	*d*	„	*g*	„	*g*
	„	*d*	„	*d*	„	*g*	„	*d*
	„	*d*	„	*d*	„	*d*	„	*d*
E.	„	*d*	„	*d* (2 fois)	„	*d*	„	*g* (2 fois)
	„	*d*	„	*g*	„	*g*	„	*d*
	„	*d*	„	*d*	„	*d*	„	*d*

Dans ces 16 cas il y a n'a qu'un seul, à. s. no. C 1, qui repond complètement à la condition de homodromie, comme elle devrait être en comparaison avec l'antidromie chez Maranta etc.

Trois fleurs gemelles cueillies à Hilversum à la même plante, Septembre 1919, fournirent le résultat suivant:

---

[1]) Voir p. 83 l. c.

[2]) 2e Série Vol. XV, p. 83

Fleur gauche				Fleur droite			
calyce	*g*	corolle	*d*	calyce	*g*	corolle	*g*
„	*g*	„	*g*	„	*d*	„	*g*
„	*g*	„	*d*	„	*g*	„	*d*

Voilà encore *une* fleur qui se comporte suivant la règle de Eichler! Conclusion: le terme syndromie qu'on emploie pour exprimer un des caractères des Canneae doit être supprimé dans son sens général.

Le style et le réservoir du miel.

Comme on sait le style des Canna a aussi provoqué des explications différentes. Les variétés que nous en avons de nos jours, spécialement celles de Crozy, y ont mis un terme. On voit à maintes reprises le style aplati remplacé par un style mince, filiforme, auquel s'ajoutent deux autres, d'ordinaire de dimensions plus modestes, si petites même qu'ils sont à peine visibles. En poursuivant le style et les rudiments des deux autres de haut en bas on descend dans un tuyau long et étroit qui aboutit au sommet de l'ovaire. Nous savons par les recherches de Brongniart que le miel est produit par les dissépiments de l'ovaire et qu'il monte de là dans le tuyau dont nous venons de parler. Aussi ce tuyau est d'ordinaire tout à fait rempli de ce doux liquide. Il faut encore remarquer que ce réservoir étendu, qui en fait est formé par les bases des trois styles, est flanqué par deux cuvettes de transfusion voire les bases du labelle et de l'accoupleur, qui en forme de voutures latérales montent le long du réservoir à miel. Une section transversale du tube de la fleur nous montre ainsi trois cavités qui se prolongent jusqu'au point où l'accoupleur et le labelle vont se déployer. Dans mes „fresh investigations" [1]) tout ceci a été éclairci par des figures.

[1]) Ann. du jardin bot. de Buitenzorg 2e Série XIV.

L'examen d'un grand nombre de fleurs du Canna, tant normales que monstrueuses, continué pendant plusieurs années, m'a conduit à admettre que des trois styles filiformes propres aux ancêtres des Canna les deux latéraux (opposés à l'accoupleur et le labelle) se sont avortés tandis que le troisième (postérieur) s'est aplati et considérablement renforcé. Parvenu sous l'influence de l'accoupleur la base de ce style s'y est uni comme je l'ai décrit plus haut. Ainsi le style est devenu le réservoir de tout le pollen de la fleur. Il va sans dire que ce dépôt n'a aucune liaison direct avec la pollinisation car ni le stigme ni son allongement auxiliaire n'éprouveraient son influence sans l'intervention des insectes; attirés par les couleurs des staminodes et l'abondance de miel ceux-ci ne tarderont pas de rendre service. Comment ces petits animaux agissent n'a pas encore été semble-t-il l'objet d'investigations spéciales.

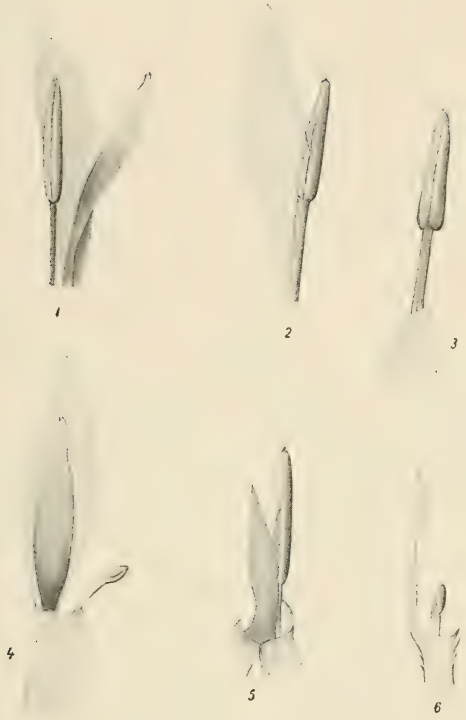
Terminons cet article en démontrant que malgré les grandes irrégularités des fleurs du Canna le plan de symmétrie ne manque pas. Ce plan passe entre l'accoupleur et le labelle, coupe l'aile intérieure et l'aile extérieure impaire et tous les autres organes qui se trouvent au même rayon.

Mai 1920.

Planche I.

Canna hybr., dite Crozy.

Les figures démontrent le rapport de l'accoupleur avec le style et l'étamine.


1
2
3
4
5
6

Accélération de la germination sous l'influence des acides

par

K. WIENTJES.

INTRODUCTION.

L'influence des agents externes sur la germination des graines a été étudiée déjà par de nombreux chercheurs. Les points qui ont fait l'objet de ces recherches intéressent principalement l'influence de la lumière, de la température, du substratum. Le présent mémoire sera, comme l'indique le titre, consacré pour la majeure partie à l'examen des influences du substratum.

Lorsqu'on passe en revue ce qui a été publié antérieurement sur ce sujet, on est amené à établir tout d'abord ces deux grandes divisions:

a. Influence des substances azotées

b. Influence des acides, tant organiques qu'inorganiques.

Ce sera plus spécialement de l'action qu'exercent les acides sur la germination des graines que je m'occuperai dans les pages qui suivent. Il ressort de divers travaux que l'on attribue généralement aux acides une action favorable à la germination. Mais les auteurs ne s'accordent pas, jusqu'ici, sur le point de savoir si cette influence s'exerce sur le *spermoderme* ou sur *l'amande* de la graine.

Dans mes recherches personnelles, je me suis proposé de répondre aux questions suivantes:

1⁰. Les acides ont-ils, réellement, une influence sur la germination?

2⁰. Dans l'affirmative, cette influence se fait-elle sentir sur l'enveloppe ou sur l'intérieur de la graine? De quelle nature est cette action?

Avant d'aborder mon sujet proprement dit, je voudrais donner un aperçu bibliographique des travaux publiés antérieurement; j'y mentionnerai, en suivant autant que possible l'ordre chronologique, tout ce que l'on sait, actuellement, au sujet de l'influence exercée par les acides du substratum. Au cours de cet exposé, il m'arrivera, de temps en temps, de traiter accessoirement les questions de lumière et de température, quand la chose me paraîtra utile pour arriver à une interprétation meilleure des résultats obtenus.

Aperçu bibliographique.

(Voir la liste à la fin du travail).

Les recherches les plus anciennes concernant notre sujet se trouvent consignées dans Nobbe, *Samenkunde*. Certains auteurs avaient constaté une influence stimulante des acides; d'autres avaient observé, par contre, une action défavorable.

Le premier travail relativement détaillé et scientifique est dû à Alfred Fischer (1907); dans son mémoire: „Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize", il étudie l'action des acides et des bases sur la germination des graines de plantes aquatiques. Il avait remarqué notamment que, dans un certain lot de graines de *Sagittaria sagittifolia*, qui avaient été conservées dans de l'eau renouvelée constamment, un très petit nombre avaient germé; on avait veillé d'ailleurs, avec grand soin, à ce qu'aucun micro-organisme ne pût s'y développer; dès que

l'on négligeait cette précaution, la germination se produisait.

Le même auteur enrégistre des observations analogues chez d'autres végétaux aquatiques, parmi lesquels *l'Alisma Plantago*. Dans une de ces expériences, il avait cultivé le *Bacillus prodigiosus* dans une solution de 2 % de saccharose + ½ % de $(NH_4)_2 SO_4$: cette solution devint acide. Dès lors les graines de plusieurs espèces se mirent à germer: *Alisma Plantago, Scirpus lacustris, Potamogeton pectinatus, Sagittaria platyphylla*. Ce fut cette circonstance qui attira son attention sur une influence possible des acides, issus de fermentation.

Et en effet, des expériences exécutées au moyen d'acide lactique (employé aux concentrations de 1 molécule-gramme pour 25, 50, 100, 200 et 400 litres) fournirent des résultats satisfaisants.

D'autres acides encore, tant minéraux qu'organiques, manifestèrent cette influence; l'auteur enrégistra également une action stimulante de la part des alcalis.

En rangeant les acides dans l'ordre de l'intensité plus ou moins grande de leur influence sur la germination, il crut pouvoir affirmer que cette influence correspondait à leur degré d'acidité. Il en conclut que les ions d'hydrogène agissent comme un excitant.

On devait se figurer, d'après lui, que le protoplasme non ionisé à l'état de repos, serait ionisé par les ions particulièrement actifs des acides ou des bases, c'est-à-dire par les groupements atomiques H et OH; cette ionisation constituerait, pour le protoplasme, une excitation. L'embryon, ainsi „mobilisé", germerait alors par ses propres forces. Fischer repousse, par contre, l'idée que le spermoderme puisse être modifié sous l'influence des acides ou des bases.

Peu de temps après la publication du mémoire de Fischer, parut un article de William Crocker sur la germination des graines de végétaux aquatiques; l'auteur

y combat l'interprétation donnée par Fischer du rôle joué par les acides.

Crocker constata, entre autres, que les graines germent parfaitement dans l'eau, *pourvu qu'elles reçoivent de l'eau à suffisance*. Il le démontra en faisant germer des graines qu'il avait préalablement privées d'une partie de leur enveloppe.

Il avait, du même coup, énervé cette opinion de Fischer, d'après laquelle le protoplasme se trouverait à l'état de repos: la germination se produisait, en effet, même en l'absence d'acide. La possibilité n'en subsiste pas moins qu'une excitation traumatique puisse faire valoir son influence sur la germination.

D'après Crocker la structure histologique du spermoderme est telle, chez de nombreuses graines, qu'elle constitue un obstacle au pouvoir d'imbibition de l'embryon. Il le démontra en enlevant, au moyen de pincettes stérilisées, le spermoderme de: *Alisma Plantago*, *Eichhornia*, *Polygonum amphibium* et d'autres encore; ces graines, ainsi traitées, furent alors semées, en même temps que des graines de contrôle, n'ayant subi aucune préparation. Crocker obtint effectivement de cette manière un fort pourcentage de graines germées.

Pour expliquer l'action des acides, observée par Fischer au cours de ses expériences, Crocker admet que des modifications se sont produites au sein du spermoderme; le rôle de l'acide consisterait à ouvrir la voie, en provoquant des modifications dans l'enveloppe de la graine.

La théorie de Crocker constitue ainsi le contrepied de celle de Fischer qui admet une action sur l'amande.

La thèse présentée par Mademoiselle G. Promsy (1912) forme un travail très complet relatif à l'influence des acides sur la germination. Ce sont surtout les acides organiques qui y sont étudiés à ce point de vue. Melle Promsy partit de cette idée qu'il serait très intéressant

au point de vue biologique d'étudier de quelle manière les graines contenues dans des fruits charnus et acides se comporteraient, en présence des acides, au moment de la germination.

Elle examina, dans ce but, les graines de la tomate, du piment, du Cucurbita Pepo et du pommier. Voici quelle méthode elle suivit.

Un poids déterminé (ou un nombre déterminé) de graines sont semées dans des pots remplis de sable de Fontainebleau; ce dernier était imbibé par un volume déterminé (exprimé en centimètres cubes) d'eau ou de l'acide soumis à l'examen. L'action exercée par le substratum est mesurée, en raison du laps de temps employé par les plantules pour apparaître au-dessus du sol, par le poids des plantules à l'état frais et à l'état sec. L'auteur a évité avec grand soin les erreurs possibles, provenant de la respiration et de la transpiration des plantules. Des deux chiffres ainsi obtenus, le premier indique l'augmentation de la teneur en eau, le second l'augmentation des matières nutritives solides. Lorsqu'on y regarde de plus près, on s'aperçoit cependant que ces chiffres ne diffèrent souvent que de quelques milligrammes, et dans ces conditions les conclusions risquent fort de dépasser les prémisses.

Mademoiselle Promsy tira de ses expériences cette conclusion que pour beaucoup de graines la germination se trouve accélérée par l'action des acides; cette action favorable s'observe surtout pour les graines provenant de fruits charnus et acides; pour d'autres graines, par exemple le lupin, l'acide a une influence nuisible. Pour s'expliquer cette différence, l'auteur admet que certaines graines produiraient un ferment appartenant au groupe de la pepsine; la pepsine n'agit, on le sait, sur les albuminoïdes qu'en milieu acide; les graines du lupin contiennent, par contre, une trypsine qui opère mieux en milieu alcalin.

L'acide oxalique, à des concentrations variant de $^1/_2$ à $2^1/_2$ %, influençait très favorablement la germination des graines de tomate. Assez souvent les concentrations plus élevées exerçaient une action plutôt défavorable.

L'auteur crut remarquer encore que certains acides faisaient augmenter le poids des graines: c'est dire qu'ils favorisaient l'absorption d'eau par celles-ci; d'autres acides faisaient monter le chiffre du poids sec: ils avaient donc servi de nourriture aux graines.

Malgré tout l'intérêt que présente le mémoire de Mademoiselle Promsy, je n'ai pu en retirer, pour mes propres expériences, tout le profit que j'en avais attendu; son travail, en effet, s'attache plus particulièrement à l'étude du développement ultérieur de la plantule, et non à celle de la germination proprement dite, caractérisée par la première apparition de la radicule.

Lehmann et Ottenwälder (1913) étudièrent l'action de la lumière sur la germination; leurs expériences portèrent sur des graines qui germent de préférence à la lumière, les „photophiles". Ils examinèrent, à ce point de vue, les *Epilobium hirsutum* et *Lythrum salicaria*. En faisant intervenir des acides, ils obtinrent de bons résultats, même à l'ombre.

C'est ainsi que le *Lythrum salicaria* donna, avec de l'eau distillée, 98 % de germinations à la lumière; à l'ombre, 13 % seulement. Sur un substratum acide, et à l'ombre, 38 % des graines germèrent quand on leur fournit de l'acide chlorhydrique à la concentration de 0,0125 mol. gr.; 64 % germèrent sur une solution à 0,00625 mol. gr. du même acide. Ces expériences avaient lieu à la température de 30° C.; à 24° et à l'ombre, aucune graine ne germait, même en présence d'acide. Chez le *Lythrum salicaria*, la température a donc une grande influence. D'autres plantes ont donné lieu à des observations analogues. (Voir aussi Lehmann, 1912).

Pour *l'Epilobium hirsutum*, ces auteurs obtinrent 100 % de germinations à 22° et à la lumière, sur l'eau distillée; 3 % seulement à l'ombre. Ces mêmes graines, mises à germer à l'ombre, sur des solutions correspondant respectivement à 0,025, à 0,05, à 0,1, et à 0,2 mol. gr. de HCl, fournirent les chiffres de 44, 78, 67 et 49 %. Nous avons observé, par contre, au cours de nos propres expériences que la concentration de 0,01 mol. gr. a déjà des effets toxiques; les radicules de nos plantes étaient marquées à l'extrémité d'un cercle de couleur foncée. On peut faire à ces expérimentateurs, qui opèrent avec des concentrations aussi fortes, le reproche de ne rien nous dire au sujet de l'état dans lequel se trouvaient leurs plantules.

Pour expliquer l'action stimulante des acides, ces auteurs invoquent l'intervention d'influences catalytiques sur les phénomènes qui se déroulent au cours de la germination. La lumière peut être remplacée, nous l'avons vu, par un substratum acide dans son action sur les graines; aussi Lehmann et Ottenwälder admettent- ils que l'action exercée par la lumière doit, elle aussi, entrer dans la catégorie des réactions catalytiques. Cette interprétation de l'action de la lumière, qui s'appuie de la sorte sur la manière de se comporter des acides, s'applique assez facilement au cas des photophiles. Pour les végétaux qui germent mieux à l'ombre nos auteurs croient que les substances fluorescentes, telles que matières colorantes, sels alcalins etc., agissent à la lumière à la façon d'un poison mortel énergique sur les enzymes; or à l'obscurité cette action ne trouverait pas à s'exercer.

Ottenwälder (1914) arriva aux mêmes conclusions, relativement à l'influence accélératrice des acides. Il constata que ceux-ci stimulent la germination, non seulement chez les *Lythrum salicaria* et *Epilobium hirsutum*, mais également chez les *Scrophularia nodosa, Verbascum thapsiforme, Oenothera biennis*, et *Digitalis purpurea*. Les

concentrations optimales de l'acide (HCl), celles qui donnent les résultats les plus favorables, diffèrent d'une plante à l'autre. Pour *l'Epilobium hirsutum*, par exemple, c'est à la concentration de 0,1 mol. gr. que l'acide exerce son influence maxima, au point de vue *intensité* de la germination; c'est, au contraire, à la concentration de 0,05 mol. gr. qu'il fournit le *nombre maximum* de graines germées. L'auteur admet, pour expliquer ces différences, que la concentration de 0,1 mol. gr. était déjà trop forte pour une partie des graines, de sorte que celles-ci ne germèrent que dans une proportion de 70 %; la concentration de 0,5 mol. gr., au début de l'expérience, fut moins favorable au point de vue intensité, mais se montra, par contre, moins nocive et finit par provoquer la germination de 90 % des graines.

A côté des concentrations de HCl, correspondant a 0,1; 0,05; 0,025; et 0,01 mol. gr., la concentration de 0,006 mol. gr. manifesta, chez le *Scrophularia nodosa*, une action stimulante très prononcée. Pour le *Verbascum thapsiforme*, c'est la concentration de 0,01 mol. gr. de HCl qui l'influença le plus fortement; chez le *Digitalis purpurea* ce fut celle de 0,006 mol. gr. et pour *l'Oenothera biennis* celle de 0,006 mol. gr.

Ottenwälder constata, lui aussi, l'influence de la température sur l'activité des acides. Chez le *Scrophularia nodosa*, par exemple, il remarqua qu'à 25° les concentrations de 0,01 et 0,006 mol. gr. de HCl donnaient un fort pourcentage de germinations; à 23° ces concentrations se montraient trop faibles et ne produisaient aucun effet; il fallut, à cette température, renforcer les solutions jusqu'à 0,1 mol. gr. pour obtenir un résultat. A 20°, le *Verbascum thapsiforme* refusa de germer à l'obscurité; à 25°, on constata une action stimulante énergique de la part de la solution à 0,01 mol. gr. de HCl.

Ottenwälder conclut qu'un certain nombre de graines

„photophiles" peuvent être amenées à germer à l'obscurité si on élève la température; sous l'influence d'un substratum acide, ces mêmes photophiles en arrivent à germer à l'obscurité, à des températures qui n'auraient pu provoquer la germination sans intervention d'un acide. Il démontre que l'acide pénètre jusque dans les parties internes de la graine et émet l'opinion que son action stimulante est d'ordre catalytique.

Dans ce même travail, Ottenwälder s'occupe également des modifications qui apparaissent, visibles à l'oeil nu, sur les embryons; *l'aspect externe* de ceux-ci est *très différent* pour les différentes dilutions de HCl. Voici ce qu'il écrit á ce sujet: „Lorsque la concentration n'était pas trop forte, on n'apercevait, tout d'abord, aucune différence entre les plantules qui avaient germé en présence d'acide et celles auxquelles on n'avait fourni que de l'eau distillée. Au bout de quelques jours seulement une différence se manifestait entre ces deux catégories de plantules: celles qui avaient subi l'influence de l'acide ralentissaient leur croissance, qui s'arrêta bientôt tout-à-fait. Si l'on utilisait une concentration plus forte, le tégument éclatait encore, la *radicule apparaissait encore au dehors*, mais bientôt elle s'arrêtait à ce stade. Pour une concentration encore plus forte, le spermoderme n'éclatait même plus, la radicule ne sortait plus de la graine."

L'auteur obtint une forte proportion de germinations en traitant préalablement les graines pendant 24 ou 48 h. par une solution de 0,1 mol. gr. de HCl et en les remettant ensuite à germer sur l'eau distillée.

Il démontra, de la sorte, l'influence retardée ou post-action de l'acide. Il constata encore que la lumière et l'acide se contrecarrent dans leur action; cette particularité a été confirmée plus tard par Kuhn pour les graines germant à l'obscurité.

De tout ce qui précède, il semble résulter qu' Otten-

wälder a établi l'influence stimulante des acides sur la germination chez les photophiles.

Crocker et Davis (1914) étudièrent à nouveau la germination d'*Alisma Plantago*; ils y trouvèrent la confirmation des résultats obtenus dans les recherches antérieures de Crocker relativement à la germination des plantes aquatiques.

Le tégument de l'*Alisma* est composé de trois assises concentriques; la plus extérieure est colorée en brun; la couche interne de l'enveloppe est constituée par des membranes cellulaires renfermant de la pectine et de l'hémicellulose. Ces diverses couches de cellules jouent un rôle important lors de la germination; en présence d'acides, les parois cellulaires qui contiennent de la pectine sont, en effet, assez facilement attaquées par ceux-ci. L'enveloppe de la graine devenant ainsi moins résistante, l'embryon gonfle alors, grâce à son pouvoir d'imbibition et à ses propriétés osmotiques, et parvient ainsi à se faire jour au travers du spermoderme. L'explication à laquelle ces auteurs s'arrêtent, pour interpréter le rôle de l'acide dans la germination, est donc basée sur une dissolution chimico-physique des parois cellulaires.

Plus récemment encore, nous rencontrons un nouvel article de Kuhn (1916). Comme mes propres recherches constituent, en quelque sorte, la continuation et le complément de ce travail, je veux exposer ce dernier avec quelque détail.

Kuhn rechercha de quelle manière se comportent, au point de vue de leur germination, les graines qui germent normalement à l'obscurité, ou graines „photophobes", quand on leur fournit un substratum acide; sa conclusion est que, dans ces conditions, la germination est notablement accélérée à la lumière.

Kuhn étudia les espèces suivantes: *Phacelia tanacetifolia*, *Amarantus atropurpureus*, *Solanum Lycopersicum*, *Allium Schoenoprasum*.

Il utilisa des boîtes de verre, qu'il garnit à l'intérieur de 6 couches de papier à filtrer, imbibées de solutions des acides chlorhydrique, sulfurique ou nitrique, aux concentrations de 0,1; 0,05; 0,01; et 0,005 mol. gr. Les graines avaient trempé préalablement pendant 24 heures.

Il constata que les dilutions de 0,1 et 0,05 mol. gr. se montrèrent particulièrement actives. Cette activité se manifesta, non seulement par le *nombre* de graines germées, mais encore par l'*intensité* de la germination. A l'obscurité, le substratum acide avait un effet plutôt défavorable. Parmi les acides, ce fut l'acide chlorhydrique qui donna le plus de résultat; puis vint l'acide nitrique, enfin l'acide sulfurique. L'interprétation de Kuhn est la suivante: l'acide pénètre à l'intérieur de la graine (papier de tournesol bleu); une fois là, il intervient de l'une ou l'autre manière dans le rôle des enzymes.

Une circonstance qui frappe dans ce travail de Kuhn, c'est qu'il obtient toujours ses plus hauts chiffres pour les dilutions de 0,1 et de 0,05 mol. gr.; or ces concentrations agissent, en règle générale, si énergiquement sur les tissus végétaux, que ceux-ci sont tués. C'est là une raison sérieuse pour que nous regrettions l'absence de toute description des plantules, qu'il a obtenues sur de tels substratums. La seule mention que l'on trouve à ce sujet dans son mémoire, c'est qu'il a réussi: „à obtenir, à la lumière, du *Phacelia tanacetifolia*, qui normalement germe à l'obscurité, des germinations *particulièrement vigoureuses*, en plaçant les graines sur un substratum légèrement acide".

Cette affirmation m'a beaucoup surpris; à ces concentrations élevées de nombreuses *radicules* apparaissent, il est vrai, au dehors, mais elles ne se développent pas; mes expériences personnelles m'ont convaincu qu'il ne s'agissait pas d'une *germination* dans ce cas, mais, comme on le verra plus loin, d'un *phénomène purement mécanique*.

Les expériences sur l'*Amarantus* furent exécutées à diverses températures. Baar avait montré, jadis, qu'entre 10° et 15°, cette plante germe à l'obscurité seulement, tandis qu'à 30° la germination s'effectue aussi à la lumière. Les acides chlorhydrique et sulfurique eurent très peu d'influence; l'acide nitrique donna, à la lumière, un grand nombre de graines germées, le maximum s'observant pour les dilutions de 0,1 et 0,05 mol. gr. Outre l'action de cet acide, l'influence de la température apparut considérable. A 19°, par exemple, et à la lumière, on obtient 57 % de germinations, à l'obscurité 79 %. A 10° les chiffres sont respectivement 5 % et 37 %, sur l'eau distillée; les acides chlorhydrique et sulfurique ont une action défavorable.

Le coefficient élevé, obtenu uniquement avec l'acide nitrique, ne peut pas être attribué à l'influence de l'acide comme tel; il faut tenir compte du fait que cet acide est une combinaison azotée, et ces combinaisons ont, comme on sait, une action stimulante sur la germination de certaines graines.

Le *Solanum Lycopersicum* germe sur l'eau distillée dans la proportion de 77 % à la lumière, de 9 % à l'obscurité. L'intensité de la germination est donc bien moins élevée à l'obscurité qu'à la lumière. L'acide le plus actif est, ici, l'acide sulfurique, aux concentrations de 0,1 et de 0,05 mol. gr.

Chez l'*Allium schoenoprasum*, on ne put constater aucune influence stimulante, même lorsqu'on utilisait des concentrations fortes; celles-ci avaient, au contraire, un effet défavorable.

Une action accélétratrice des acides sur la germination n'a donc été démontrée que chez les *Phacelia* et *Solanum*.

Il ne me reste plus à mentionner, parmi les travaux dans lesquels j'ai puisé des renseignements, que les mémoires de Traube et Marusawa (1916), et de Traube et Rosenstein (1919).

Les auteurs ont expérimenté, d'après le premier de ces deux mémoires, sur des graines d'orge, qu'ils traitaient pendant 30 minutes par des solutions acides à des concentrations diverses de 1 à $^1/_{64}$ mol. L'intensité de l'action exercée par l'acide était mesurée par le nombre de graines germées et la croissance des plantules L'acide citrique se montra particulièrement actif. Cependant, lorsqu'on examine les chiffres de plus près, on s'aperçoit qu'ils ne diffèrent que fort peu. On peut se demander encore si un traitement préalable de 30 minutes dure assez longtemps pour exercer une influence quelconque. Le mémoire le plus récent mentionne entre autres des expériences sur l'action des acides gras. Les acides capronique et caprylique, agissant à l'état de vapeur, semblent avoir une influence stimulante assez prononcée. L'observation est sans nul doute intéressante, mais l'effet produit par des substances aussi spéciales sort évidemment du cadre de mes recherches propres qui s'occupent des accélerations données par les corps en raison de leur degré d'acidité.

Recherches personnelles.

Chaque fois que j'ai pu le faire, j'ai toujours établi mes expériences en double série. Je mettais cent graines à la fois à germer sur du papier à filtrer, imbibé de la solution à expérimenter. Je déposais en même temps sur du papier identique, imbibé d'eau distillée, un lot de graines, destinées à des observations comparatives de contrôle. Au début, j'employai le papier à filtrer de Schleicher et Schüll; plus tard, les circonstances de la guerre m'ont forcé à y renoncer et à utiliser le papier à filtrer ordinaire. Je m'assurais tout d'abord, par une opération assez simple, que le papier ne donnait pas de réaction acide; j'en faisais bouillir, pendant quelque temps, dans de l'eau

distillée, préalablement bouillie, des morceaux, que j'essayais ensuite au moyen du papier de tournesol.

A l'obscurité, j'ai pu expérimenter à température constante, à 27° et à 30°; je n'ai, par contre, pas pu réaliser ces conditions pour les expériences exécutées à la lumière (naturelle).

Les espèces qui ont été examinées, au point de vue de l'influence des acides, sont: *Phacelia tanacetifolia*, *Solanum Lycopersicum*, *Alisma Plantago*, *Epilobium hirsutum*, *Lythrum salicaria*. Les acides étudiés sont: les acides chlorhydrique, sulfurique, nitrique, oxalique et tartrique, à des concentrations diverses. Tous les réactifs employés provenaient de la „Pharmaceutische Handelsvereeniging" d'Amsterdam; ils étaient garantis chimiquement purs.

Phacelia tanacetifolia.

Ainsi que je l'ai mentionné plus haut, dans l'aperçu bibliographique, Kuhn avait obtenu des résultats, positifs principalement, par l'emploi des concentrations élevées (0,1 et 0,05 mol. gr.). Dans le tableau I nous mettons sous les yeux du lecteur une série d'expériences exécutées au moyen de solutions acides encore plus concentrées; partout, cependant, les radicules se sont montrées au dehors.

Tableau I.

Plante.	Phacelia tanacetifolia. Lumière naturelle (± 27°). Semé le 14/5 '18.											
No. Date.	1 HCl 4 m.		2 HCl 2 m.		3 HCl 1 m.		4 HCl 0.5 m.		5 HCl 0.1 m.		7 Eau dist.	
15	0	0	1	3	22	23	32	28	24	21	1	3
16	2	2	13	15	90	88	80	65	63	66	2	3
17	2	2	15	16	90	88	90	85	64	68	2	3
21	2	2	32	26	90	88	90	85	64	69	2	3

Les germinations apparentes obtenues par ce traitement ne se développent pas davantage. Les radicules, une fois sorties, ne s'allongent pas, et jamais non plus la tigelle ne montre d'accroissement. Mais fréquemment l'embryon entier a quitté la graine, ou n'adhère plus que légèrement à celle-ci. Il ne saurait, manifestement, s'agir ici d'un phénomène vital, puisque l'acide chlorhydrique tue infailliblement la graine à la concentration de 1 mol. gr.; il n'y a eu qu'un *refoulement*, une *expulsion de l'embryon hors du spermoderme* sous l'influence de cet acide; c'est un simple phénomène mécanique. Le même résultat s'obtient encore pour les concentrations de 0,05 mol. gr. (Tableau II) et de 0,1 mol. gr. (Tableau III). Mais visiblement les concentrations de 4 mol. gr. et 2 mol gr. sont déjà nuisibles à cette expulsion.

Tableau II.

9/7 '18.	Phacelia tanacetifolia. Lumière naturelle. Acides divers.												
No. Date.	45 HCl 0.05 m.		47 H_2SO_4 0.05		49 HNO_3 0.05		51 Ac. ox. 0.05		53 Ac. tart. 0.05		55 Eau dist.		Temp. ° C.
10	35	39	31	33	25	29	48	47	—	—	—	—	18—21
11	54	53	41	44	46	56	58	55	5	6	6	7	17—21
12	59	56	49	46	46	56	58	55	10	9	7	7	17—20
13	59	56	52	47	49	56	moisis-sures		11	9	7	8	18—22
15	59	56	52	47	49	56	id.		—	—	7	8	19—24

Ce tableau nous montre que les divers acides ont la même action, pour une même concentration. Seul l'acide tartrique s'écarte notablement des autres acides.

Tableau III.

25 6 '18. Phacelia tanacetifolia. Lumière naturelle. Acides divers.

No. Date.	34 HCl 0.1 m.		36 HNO_3 0.1 m.		33 Ac. tart. 0.1 m.		35 Ac. ox. 0.1 m.		37 Eau dist.	
26	34	38	36	44	9	6	48	44	1	0
27	67	61	71	70	12	12	49	52	5	7
28	71	64	71	70	22	17	49	52	7	11
29	71	64	71	70	32	23	49	52	9	11
1 7	71	64	71	70	moisis-sures		49	52	11	12

L'acide tartrique se montre toujours moins actif que les autres. Pour ces derniers, le chiffre maximum est atteint le 27 juin; pour l'acide tartrique, à la concentration de 1 : 10 mol. gr. les chiffres montent progressivement jusqu' à la fin de l'experience.

La sortie des radicules, — nous l'avons rappelé plus haut — est considérée par Kuhn comme une germination.

Ce même résultat peut cependant être obtenu en faisant bouillir les graines pendant quelques minutes dans l'eau ou dans une solution acide. Comme on pourrait s'imaginer que les graines avaient été endommagées par les soubresauts du liquide en ébullition, j'ai répété l'expérience sur quelques graines que je plongeai pendant 5 minutes dans l'eau bouillante après les avoir enveloppées préalablement dans un chiffon de toile; après avoir subi ce traitement, 75 % des graines avaient sorti leur radicule; pour un grand nombre d'entre elles, la radicule était même restée adhérente aux cotylédons.

Une seconde expérience fut faite sur des graines de *Phacelia* que je laissai séjourner, à l'obscurité, dans de l'eau additionnée de chloroforme; au bout de deux jours,

je pus, cette fois encore, constater un fort pourcentage de radicules faisant saillie hors de la graine.

Un certain nombre de graines de *Phacelia* furent traitées pendant 48 heures par $HgCl_2$ à la concentration de $^1/_2$ %. Chez quelques-unes, la radicule apparut au dehors, alors que les graines étaient encore plongées dans la solution de sublimé; les autres furent déposées sur une solution d'acide chlorhydrique à la concentration de 0,05 mol. gr.: chez la plupart d'entre elles, la radicule et les cotylédons apparurent au dehors.

Le tableau IV résume les résultats d'une expérience exécutée sur des graines de *Phacelia*, exposées aux vapeurs de chloroforme. Deux boîtes de verre furent placées l'une dans l'autre avec, dans l'intervalle des deux, un tampon d'ouate imbibé de chloroforme. Comme substratum, de l'acide chlorhydrique, aux dilutions de 1 mol. gr., de 0,05 mol. gr. et 0,005 mol. gr. et de l'eau distillée.

Tableau IV.

Semé le 10 4 '18	Phacelia tanacetifolia sur substratum, exposé aux vapeurs de chloroforme.							
Date.	Lumière.				Obscurité.			
	HCl 1 m.	HCl 0.05	HCl 0.005	Eau dist.	HCl 1 m.	HCl 0.05	HCl 0.005	Eau dist.
11	6	41	13	14	13	45	21	45
12	45	54	28	27	61	52	33	47
13	65	54	35	31	71	52	40	54
14	65	54	36	33	73	52	40	54
15	65	54	36	33	73	52	40	54

Les radicules qui avaient été refoulées hors de l'enveloppe de la graine ne se sont pas développées ultérieurement, même sur l'eau distillée. Les résultats obtenus ont été à peu près identiques à la lumière et à l'obscurité; seules,

les deux séries traitées à l'eau distillée montrèrent quelque différence à ce point de vue; ici encore, on peut s'apercevoir que l'on a affaire à une plante qui, normalement, germe à l'obscurité. Dans la présente expérience, le lot de graines, qui a germé sur l'eau distillée et à la lumière, a donné un pourcentage plus fort que ce n'est d'habitude le cas; cela est dû à l'action des vapeurs de chloroforme qui, en attaquant la couche subérifiée du spermoderme, a rendu celui-ci plus perméable.

Si l'on soumet directement les graines à l'influence du chloroforme, sans les imbiber préalablement, et qu'on les y laisse exposées pendant 48 heures, ces graines germent comme si le chloroforme n'était pas intervenu; cette dernière substance est donc incapable de traverser le spermoderme, lorsque celui-ci est *sec*.

Les expériences qui précèdent démontrent à suffisance que l'apparition des radicules au dehors, qui se produit sous l'action des solutions acides à concentration élevée, n'est pas un phénomène vital; cette sortie des radicules est une conséquence d'un gonflement des tissus provoqué par telle concentration déterminée d'un acide, gonflement qui refoule les radicules hors de la graine.

Il y a lieu de remarquer que, pour les concentrations élevées, les essais de „germination" suivent une marche absolument parallèle à la lumière et à l'obscurité. Le tableau V donne une idée de ce parallélisme.

Tableau V.

Phacelia tanacetifolia. 1/10 mol. Acides divers.

25/6 '18. Date.	Lumière. HCl 0.1		Obscurité. HCl 0.1		Lumière. HNO_3 0.1		Obscurité. HNO_3 0.1	
26	34	38	41	56	36	44	36	41
27	67	61	63	80	71	66	62	68
28	71	64	65	80	71	70	63	68
29	71	64	66	80	71	70	63	68

Suite:

25 6 '18. Date.	Lumière. Ac. tartr. 0.1		Obscurité. Ac. tartr. 0.1		Lumière. Ac. oxal. 0.1		Obscurité. Ac. oxal. 0.1		Lumière. Eau dist.		Obscurité. Eau dist.
26	9	6	3	7	48	44	44	49	1	0	49
27	12	12	22	32	49	52	58	59	5	7	79
28	22	17	32	50	49	52	58	63	7	11	82
29	32	23	33	58	49	52	58	63	11	12	84
	moisis-sures										

De ce tableau, il ressort encore que l'acide et l'obscurité n'agissent pas dans le même sens: leurs influences se contrecarrent plutôt. Kuhn avait déjà remarqué ce fait, que nous pouvons, actuellement, expliquer facilement. Les concentrations acides fortes tuent rapidement les graines et refoulent les radicules au dehors; ce dernier phénomène, nous l'avons constaté plus haut, n'est plus un phénomène vital; la graine, dès lors, est devenue insensible à l'action de la lumière et de l'obscurité et n'est plus influencée par elles; le nombre de „germinations" obtenues sera le même à la lumière et à l'obscurité. Comme ce chiffre est inférieur à celui que l'on observe pour l'eau distillée et à l'obscurité, le résultat final constaté paraît dû à un antagonisme des deux facteurs (acide et obscurité). On pourrait trouver, dans cette particularité, un argument en faveur d'une action mécanique.

Il est donc démontré que les concentrations fortes n'exercent pas d'action accéleratrice; voyons maintenant quelle influence auront les concentrations de 0,01, de 0,005 et de 0,001 mol. gr.

Tableau VI.

Semé le 14/4 '18.	Phacelia tanacetifolia; acides divers 0.01 mol. à la lumière et à l'obscurité. ± 23°.							
Date.	253 HNO_3 0.01 mol.				254 HCl 0.01 mol.			
	Lumière.		Obscurité.		Lumière.		Obscurité.	
15	12	12	82	83	9	1	85	77
16	17	22	92	89	13	2	91	86
17	17	26	94	91	13	4	94	88

Suite:

Date.	255 H_2SO_4 0.01 mol.				256 Acide oxalique 0.01 m.				269 Eau dist.	
	Lumière.		Obscurité.		Lumière.		Obscurité.		Lumière.	Obscurité.
15	2	1	**48**	**48**	11	13	81	82	12	79
16	3	2	**67**	**65**	16	17	88	91	19	85
17	3	2	**74**	**73**	17	17	93	91	21	90

Sur les acides à la concentration de 0,01 mol. gr. les graines donnent partout des plantules bien constituées, sauf pour l'acide sulfurique. Les plantules traitées par cet acide présentaient un anneau de couleur foncée à l'extrémité de la radicule; celle ci prit, par la suite, une forme contournée et tordue; les cotylédons restèrent grêles. L'action toxique de l'acide sulfurique était nettement reconnaissable. L'intensité de la germination fut également plus faible. Un certain nombre de graines sortirent d'abord leurs cotylédons; or, c'est là, d'après Heinricher, un phénomène qui se présente chaque fois que la germination s'opère dans des conditions défavorables.

A la concentration indiquée plus haut, *on ne peut constater aucune action stimulante des acides.*

Tableau VII.

10/7 '18.	Phacelia tanacetifolia. Acides divers 0.005 mol. gr. à la lumière et à l'obscurité.															
Date.	HCl 0.005 m.				H_2SO_4 0.005 m.				HNO_3 0.005 m.				Eau dist.			
	Lum.		Obsc.		Lum.		Obsc.		Lum.		Obsc.		Lum.		Obsc.	
11	6	9	69	81	2	1	34	44	20	11	79	80	6	7	80	71
12	6	11	75	84	4	6	52	61	23	14	86	84	7	7	81	74
13	6	12	81	86	5	7	67	69	23	14	87	90	7	8	84	75
15	7	12	84	88	5	8	74	75	23	14	87	90	7	8	86	—

Suite:

Date.	Ac. tart. 0.005 mol.				Ac. oxal. 0.005 mol.				Température (degr. centigr.)
	Lumière.		Obscurité.		Lumière.		Obscurité.		
11	13	5	44	37	4	7	61	54	17—21
12	18	6	52	54	5	9	71	66	17—20
13	18	8	52	54	5	10	79	71	18—22
15	19	8	62	63	7	11	85	77	19—24

A part l'acide nitrique, qui a exercé une légère influence stimulante, les autres acides n'ont eu aucune action, à cette concentration.

Tableau VIII.

11/6 '18.	Phacelia tanacetifolia. Acides divers 0.001 mol.							
Date.	HCl 0.001		Ac. tart. 0.001		Ac. oxal. 0.001		Eau dist.	
12	18	8	9	8	8	6	13	14
13	19	8	9	8	8	8	14	15
14	19	8	9	9	8	10	14	15
15	19	8	9	9	8	10	14	15

Cette fois encore, la germination n'est influencée en aucune manière.

Kuhn faisait tremper ses graines pendant 24 heures dans l'obscurité; je me suis demandé si cette circonstance n'avait pas pu influencer l'action exercée par le substratum; les recherches exécutées dans ce sens ne me donnèrent aucun résultat. (Tableau IX).

Tableau IX.

Semé le 10 4 '18	Phacelia tanacetifolia. Graines trempées préalablement (48 h.)					
Date.	Lumière.			Obscurité.		
	HCl 0.05	HCl 0.005	Eau dist.	HCl 0.05	HCl 0.005	Eau dist.
11	53	2	0	60	20	25
12	63	2	2	74	66	67
13	69	3	2	75	68	82
14	69	3	2	77	68	82

Les diverses expériences qui précèdent montrent bien que la conclusion formulée par Kuhn est erronée, parce qu'elle se basait sur un examen inexact et superficiel de ses graines. Voici ce qu'il écrivait: „Le *Phacelia tanacetifolia* est une plante qui, normalement, germe à l'obscurité; elle peut, néanmoins donner, même à la lumière, un fort pourcentage de germinations, si l'on ajoute au substratum um acide en solution étendue: acide chlorhydrique, sulfurique ou nitrique".

Mes essais de germination ont apporté la preuve qu'à la concentration de 0,05 mol. gr. ou plus, aucun acide ne provoque la germination, bien que la radicule soit refoulée hors de la graine.

Cette sortie de la radicule est un *phénomène mécanique*.

Afin d'élucider plus exactement ce point, je fis une série de coupes à travers une même graine et déposai celles-ci

dans l'acide chlorhydrique, aux dilutions de 1 mol. gr. et de 0,05 mol. gr. et dans l'eau distillée pendant 24 heures. Je pris soin, tout spécialement, que la section de la radicule fût autant que possible comprise dans la coupe; mais je n'y réussis pas toujours. L'examen microscopique fit voir que l'endosperme se composait de cellules pourvues de parois très épaisses. Ces parois gonflent probablement, sous l'influence de l'acide, et poussent ainsi la radicule au dehors. Je tentai de mesurer les différences d'épaisseur que présentaient ces parois cellulaires dans les différentes coupes; en utilisant un grossissement de 350, je n'arrivai, cependant, à aucun résultat positif.

(J'ai pu observer souvent, sur des graines dont la radicule avait ainsi été expulsée du spermoderme, la présence d'une bulle d'un liquide visqueux qui faisait saillie hors de l'ouverture. Il n'est pas impossible que ce liquide joue un rôle lors du refoulement de la radicule).

Solanum Lycopersicum.

Cette plante, comme la précédente, germe normalement à l'obscurité; elle fournit cependant d'assez bonnes germinations à la lumière; ainsi p. ex. sur l'eau distillée: 75 % à la lumière, 95 % à l'obscurité. L'énergie de la germination est, d'autre part, notablement plus élevée à l'obscurité qu'à la lumière; il y a lieu de tenir compte de ces diverses particularités, si l'on veut juger en connaissance de cause de la réalité d'une action stimulante éventuelle.

Kuhn a enrégistré une action accélératrice des acides, et indiqué les concentrations de 0,1 et de 0,05 mol. gr. d'acide sulfurique comme donnant des résultats particulièrement favorables; nous avons, en conséquence, songé immédiatement à la possibilité de phénomènes analogues à ceux que nous avions constatés chez le *Phacelia*.

J'étudiai, tout d'abord, l'influence de l'acide chlorhydrique,

à la lumière et à l'obscurité, aux concentrations de 0,05 et de 0,005 mol. gr. (Tableau X).

Tableau X.

Semé le 19/9'18	Solanum Lycopersicum. Substratum acide: HCl à 0,05 et 0.005 mol. gr. à la lumière et à l'ombre.											
No.	Lumière.						Obscurité.					
	113 Eau dist.		115 HCl 0.05		117 HCl 0.005		114 Eau dist.		116 HCl 0.05		118 HCl 0 005	
21	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	0	0
23	**2**	**1**	**39**	**37**	0	0	66	73	**85**	**81**	37	31
24	5	5	68	62	2	1	77	85	94	91	70	61
25	19	16	79	75	7	8	87	93	96	91	85	83
26	35	28	86	77	23	19	89	95	96	93	90	87
27	49	46	87	78	39	38	89	95	97	93	92	89
28	63	64	89	81	62	60	89	95	97	93	93	90
30	66	70	90	82	74	68	89	95	97	95	95	91
1 Oct.	69	70	90	82	74	68	89	95	97	95	95	91

Les graines placées sur l'eau distillée ainsi que celles qui germèrent sur une solution acide à 0,005 mol. gr., donnèrent de bonnes plantules. Le substratum d'acide chlorhydrique à la dilution de 0,05 mol. gr. ne fournit, par contre, que des radicules qui *ne se développèrent pas.*

Comparons les chiffres des colonnes 115 et 116, qui donnent les résultats obtenus pour la dilution de 0,05 mol. gr., respectivement à la lumière et à l'obscurité; on s'aperçoit tout de suite que les deux séries „lumière" et „obscurité" ne suivent pas, comme chez le *Phacelia*, une marche parallèle. L'intensité de la germination est beaucoup plus élevée à l'obscurité; l'influence de la lumière l'emporte sur celle de l'acide; la plante manifeste clairement son caractère de „photophile". Au 1er octobre, le *nombre*

de graines germées est redevenu à peu près identique de part et d'autre.

Le tableau X nous apprend encore que HCl, à la dilution de 0,05 mol. gr., exerce une *influence accélératrice*.

J'ai réexaminé ensuite, avec plus de détails, quelle serait l'action exercée par d'autres acides, aux concentrations de 0,05 et de 0,005 mol. gr. (Tableau XI).

Tableau XI.

Solanum Lycopersicum.

A. Lumière.

No. Semé le 8/1 '19	220 HCl 0.05		221 HCl 0.005		222 H_2SO_4 0.05		223 H_2SO_4 0.005		224 HNO_3 0.05		225 HNO_3 0.005	
12	4	4	0	0	28	20	0	0	26	16	0	0
13	44	47	7	7	71	66	21	15	60	49	43	23
15	85	81	67	72	86	82	81	76	89	87	86	87
22	93	84	91	93	89	90	94	96	96	96	89	93

Suite:

No.	226 Ac. ox. 0.05		227 Ac. ox. 0.005		228 Ac. tart. 0.05		229 Ac. tart. 0.005		230 Eau dist.		Temp. (degrés centigr.)
12	14	2	0	0	7	6	2	2	0	0	12—24
13	77	42	27	24	41	40	47	47	32	31	17—22
15	92	81	83	83	70	83	87	86	89	85	15—20
22	moisis-sures		89	94	moisis-sures		93	94	96	94	12—25

B. Obscurité.

No.	231 HCl 0 05		232 HCl 0.005		233 H_2SO_4 0.05		234 H_2SO_4 0.005		235 HNO_3 0.05		236 HNO_3 0.005	
12	66	69	15	18	66	58	6	15	61	50	17	7
13	84	87	85	87	87	78	84	78	85	79	87	78
15	88	88	95	94	88	82	94	89	92	90	93	92
22	90	92	95	94	92	97	94	91	94	90	96	94

Suite:

No.	237 Ac. ox. 0.05		238 Ac. ox. 0.005		239 Ac. tart. 0.05		240 Ac. tart. 0.005		241 Eau dist.		Temp. (degrés centigr.)
12	1	4	14	15	34	26	17	17	30	30	12—24
13	6	29	75	77	72	79	76	75	80	81	17—22
15	25	68	89	93	89	97	87	89	89	87	15—20
22	moisis-sures		95	96	moisis-sures		90	89	94	92	12—25

Sur le substratum correspondant à une dilution acide de 0,05 mol. gr., *on ne vit apparaître que des radicules.* L'acide oxalique, cependant, fait exception (col. 225 et 227); les plantules auxquelles on avait fourni cet acide présentaient un aspect tout différent des autres: elles étaient frêles, peu développées, la radicule était marquée vers son extrémité d'un anneau foncé. Un certain nombre de ces graines se transformèrent en plantules tachetées. Il semblait que, chez ces graines, les radicules avaient été, dès leur sortie, attaquées par l'acide oxalique; ce dernier étant moins toxique que les autres acides, les radicules s'étaient remises à croître. La toxicité moindre de l'acide oxalique, comparée à celle des autres acides, apparaît encore par un autre détail: sur les substratums correspondant à une dilution de 0,05 mol. gr., les graines

de tomate se colorent en jaune clair pour tous les acides autres que l'acide oxalique; pour celui-ci, une partie au moins des graines conservent leur couleur primitive, comme sur l'eau distillée.

Il ressort encore de l'examen du tableau, que la concentration de 0,005 mol, gr. n'exerce aucune action stimulante sur la germination, à la lumière; elle n'influe ni sur le nombre de graines germées, ni sur l'intensité de la germination. Seuls les acides nitrique et tartrique, peut être, activent quelque peu la germination (voy. les colonnes 225, 229 et 230). A la lumière surtout, l'intensité de la germination est bien plus élevée sur les acides à la dilution de 0,05 mol. gr. que sur l'eau distillée.

Une fois ces faits acquis, je me suis demandé si, comme dans le cas du *Phacelia*, le fort pourcentage fourni par la concentration de 0,05 mol. gr., serait oui ou non le résultat d'un phénomène vital.

J'ai donc fait bouillir dans l'eau, pendant 5 minutes, un certain nombre de graines de tomates; dans ces conditions, *Phacelia* avait sorti déjà de nombreuses radicules. Chez les graines de tomate, je n'obtins, au contraire, *aucun résultat*. J'ai pu, après cela, déposer ces graines sur des solutions de HCl, aux concentrations de 4 mol. gr. de 2, de 1, de 0,05 et de 0,005 mol. gr.; aucune modification ne se produisit. Dans un second essai, je plongeai mes graines dans l'eau bouillante à 100°, où je les laissai pendant 5 minutes. Déposées ensuite sur divers substrats, elles restèrent immuables, comme les précédentes. J'ai encore enrégistré la même absence de résultat pour un troisième essai, dans lequel les graines avaient séjourné pendant 5 minutes dans de l'eau à 65°. J'ai pu, de même, faire bouillir les graines en présence d'acide, toujours avec le même résultat négatif.

Ou pouvait encore supposer que l'action de l'eau, à ces températures élevées, avait pu provoquer dans les

parois cellulaires des modifications telles que le refoulement de la radicule au dehors n'était plus possible. Je tuai alors les graines au moyen de chloroforme, en déposant, dans la boîte qui contenait celles-ci, un tampon imbibé de chloroforme. Sur les substrats constitués respectivement par HCl aux dilutions de 0,05 mol. gr. et 0,005 mol. gr. et par de l'eau distillée, une seule radicule apparut au dehors.

Les choses se passent donc, dans ce cas, tout autrement que chez le *Phacelia*, et nous sommes obligés de reconnaître que, chez le *Solanum Lycopersicum*, les acides exercent vraiment une *influence accélératrice sur la germination*. Il n'est du reste pas impossible que cette accélération soit dûe à des modifications telles de l'endosperme ou du tégument séminal que la radicule, sans être mécaniquement chassée, arrive plus facilement, au cours de sa croissance normale, à se faire jour au travers de l'enveloppe. Ce serait donc ce que Crocker pense être le cas chez l'*Alisma*. Quoiqu'il en soit, la radicule entre, en fin de compte, *en contact avec une solution acide, d'une concentration trop forte, qui la tue*. Si nous déposons ultérieurement sur l'eau distillée un certain nombre de graines, dont la radicule vient de sortir, ces graines continuent à germer; mais toute la portion terminale qui était déjà sortie de l'enveloppe meurt.

Alisma Plantago.

Crocker a avancé que si l'*Alisma* ne germe pas sur l'eau distillée, cela tient à ce que les graines ne peuvent absorber une quantité d'eau suffisante; il conseille de semer les graines à expérimenter *sous* l'eau. C'est pourquoi j'ai distribué mes expériences de germination en deux séries simultanées; dans l'une les graines étaient déposées

sur le substratum; dans l'autre, elles étaient semées *dans* le substratum (Tableau XII).

Tableau XII A.

Semé le 2/1 '19.	Alisma Plantago, sur papier à filtrer imbibé du substratum à la lumière.										
No. Date.	215 a. Eau dist.		216 a. HCl 1 m.		217 a. HCl 0.05		218 a. HCl 0.005		219 a. HCl 0.001		Temp. (degr. centigr.)
3	0	0%	1	4½%	9	60%	0	0%	1	6%	14—20
4	0	—	13	57 „	10	67 „	0	0 „	1	—	13—18
5	0	—	18	78 „	13	87 „	1	5 „	1	—	13—24
6	0	—	18	—	13	—	1	—	1	—	12—19
7	0	—	18	—	13	—	1	—	1	—	11—19
Nombre de graines	16		23		15		19		17		

Tableau XII B.

	Alisma Plantago, dans le substratum à la lumière.										
No. Date.	215 b. Eau dist.		216 b. HCl 1 m.		217 b. HCl 0.05		218 b. HCl 0.005		219 b. HCl 0.001		Temp. (degr. centigr.)
3	1	4%	3	10%	22	92%	1	6%	1	5%	14—20
4	3	12 „	16	53 „	24	100 „	1	6 „	1	—	13—18
5	3	—	19	63 „	24	—	2	12 „	1	—	13—24
6	3	—	19	—	24	—	2	—	1	—	12—19
7	3	—	19	—	24	—	2	—	1	—	11—19
Nombre de graines	24		30		24		17		19		

Nos essais n'ont porté que sur un petit nombre de graines; malgré cela, on voit clairement que se sont les germinations sous l'eau qui ont donné le meilleur résultat.

Les embryons ne se sont développés en plantules que dans l'eau distillée ainsi que dans les solutions acides à 0,005 et 0,001 mol. gr. A la dilution de 0,05 mol. gr. — et ce résultat se répéta dans un second essai — toutes les radicules sortirent de l'enveloppe, mais la germination ne se produisit pas.

Poursuivant la même méthode que j'avais employée déjà avec le *Phacelia* et le *Solanum*, je tuai un certain nombre de graines. Je les fis bouillir d'abord pendant 5 minutes dans l'eau; aucune radicule ne se montra au dehors. Je les déposai ensuite sur un substrat d'HCl dilué à 0,005 mol. gr.; cette fois *toutes les radicules sortirent.*

Quelques graines furent alors plongées dans l'acide chlorhydrique dilué à 0,05 mol. gr., agité avec du chloroforme: le résultat fut identique.

Ces données nous permettent de conclure que chez l'*Alisma Plantago*, comme chez le *Phacelia* c'est à la suite d'un *effet mécanique* que les *radicules sont refoulées hors de l'enveloppe de la graine.*

Les observations et essais exposés plus haut plaident en faveur de la manière de voir de Crocker, qui admet une action des acides sur le *spermoderme;* les auteurs allemands, au contraire, considèrent, en règle générale, les acides comme des excitants, comme des catalysateurs. Crocker est d'avis que des modifications d'ordre physico-chimique ont lieu dans le spermoderme, modifications qui facilitent la germination; les acides n'interviendraient donc pas directement dans les phénomènes vitaux; ils n'agissent que sur un organe mort: le spermoderme. Cette interprétation correspond bien à l'action mécanique que j'ai invoquée moi-même.

Lythrum Salicaria.

Ottenwälder, dans ses expériences sur cette plante,

observa 98 % de germinations à la lumière, 13 % à l'ombre, à la temperature de 30° et avec l'eau distillée; il constata pour les solutions d'acide chlorhydrique dilué à 0,0125 et 0,00625 mol. gr. une action stimulante à l'ombre.

Cette plante a donc les caractères d'une „*photophile*".

Tableau XIII.

Semé le 12/4.	Lythrum Salicaria en thermostat à 30°. Obscurité.			
No. Date.	257 HCl 0.01	258 HCl 0.005	259 HCl 0.001	260 Eau dist.
14	43	37	33	*41*
15	86	85	83	*85*
16	87	87	86	*91*
17	87	88	92	*91*

Sur tous les substratums, les graines donnèrent donc de bonnes plantules. Seul l'acide chlorhydrique dilué à 0,01 mol. gr. fournit des plantules dont la radicule était marquée, à l'extrémité, d'un anneau de coloration foncée. La croissance de ces plantules était beaucoup plus faible que pour les autres; celles d'entre elles qui avaient germé les premières donnèrent seules une tigelle pourvue de cotylédons.

J'ai noté de plus que l'eau distillée fournit un très fort pourcentage de germinations; Ottenwälder avait, lui aussi, fait cette remarque au cours de ses expériences; il attribua le phénomène à une sorte de post-maturation des graines.

A la température de 30° on n'aperçoit pas trace d'une action stimulante des acides sur la germination chez le *Lythrum*. Comme cette forme est très sensible à l'influence de la température lors de la germination, je fis une nouvelle expérience à 27° et à l'obscurité (Tableau XIV).

Tableau XIV.

7/12 '18. Lythrum Salicaria en thermostat à 27°. Obscurité.

No. Date.	200 HCl 2 mol.		201 HCl 0.05		202 HCl 0.005		203 HCl 0.001		204 Eau dist.	
10	0	0	0	0	32	35	—	—	17	10
11	0	0	0	0	54	57	39	55	44	37
13	0	0	0	0	63	66	42	63	52	45
16	0	0	0	0	63	66	54	70	57	45

On peut constater une très légère accélération de la germination, pour l'acide chlorhydrique dilué de 0,005 et 0,001 mol. gr. Le nombre de graines qui ont germé sur l'eau distillée est, cette fois encore, beaucoup plus élevé que ne le mentionne Ottenwälder. Les concentrations plus fortes ne donnent aucun résultat. Les radicules ne sortent pas de l'enveloppe. Je ne suis donc pas parvenu à apporter, pour les graines de *Lythrum* que j'ai utilisées, la preuve d'une influence accélératrice des acides sur la germination.

Epilobium hirsutum.

Cette plante rentre également dans la catégorie de celles qui germent de préférence à la lumière; c'est encore une de celles qu'a étudiées Ottenwälder. Cet auteur a constaté une action accélératrice des acides, principalement pour les concentrations de 0,05, de 0,1 et de 0,2 mol. gr. Au cours de mes recherches personnelles, j'ai observé que la concentration de 0,01 mol. gr. a déjà une influence toxique; les radicules offrent une coloration foncée vers leur extrémité. Ces graines donnèrent, malgré cela, des plantules.

Tableau XV.

24 8 '18.	Epilobium hirsutum. Lumière et obscurité; température ordinaire.							
	200 graines dans chaque boîte.							
Date.	Lumière.				Obscurité.			
	Eau dist.	HCl 0.01	HCl 0.005	HCl 0.001	Eau dist.	HCl 0.01	HCl 0.005	HCl 0.001
29	106	66	93	94	15	5	12	10
30	119	78	98	102	18	8	14	13
31	120	88	108	110	23	9	22	22
2	123	97	113	120	29	11	29	27
3	130	100	116	126	31	15	30	29
4	131	100	116	127	33	16	30	30
5	131	103	117	127	34	17	30	32
6	132	104	117	127	34	18	30	32
7	132	105	118	127	34	19	30	34
9	134	105	119	128	35	20	31	35
10	138	108	122	139	38	20	32	36
13	141	112	123	141	46	29	49	51
16	141	112	123	141	48	34	54	55

Il n'y a pas trace, cette fois non plus, d'une action accélératrice des acides du substratum, même au point de vue de l'intensité. Dans nos essais en thermostat à 30° sur l'acide chlorhydrique dilué à 0,1 et à 0,05 mol. gr., l'enveloppe d'un certain nombre de graines s'entrouvre tout juste, et la radicule apparaît au dehors; mais cette radicule ne s'accroît plus. Les concentrations fortes utilisées par Ottenwälder ne fournissent pas, à mon avis, la preuve d'une accélération de la germination.

Conclusions.

1°. L'influence accélératrice des acides sur la germination n'existe pas chez le *Phacelia tanacetifolia*. La sortie de la radicule, qui se produit sons l'action des acides, est un phénomène mécanique (gonflement de l'endosperme ou du tégument séminal).

2°. L'*Alisma Plantago* manifeste les mêmes particularités à ce point de vue que le *Phacelia*. Ces observations prouvent que la manière de voir de Crocker relativement au rôle du spermoderme est exacte.

3°. Chez le *Solanum Lycopersicum*, on constate une action accélératrice des acides sur la germination; les radicules apparaissent au dehors, mais elles sont tuées dès qu'elles entrent en contact avec l'acide fort.

4°. Chez l'*Epilobium hirsutum* et la *Lythrum Salicaria*, je n'ai pu constater aucune action accélératrice des acides sur la germination.

(Travail du Laboratoire du Physiologie végétale de l'Université d'Amsterdam. Mai 1920.)

Bibliographie.

Crocker. W. Germination of Seeds of Water Plants. Bot. Gaz. Vol. 44. 1907. p. 375.

Crocker W. and Davis. W. E. Delayed germination in Seed of Alisma Plantago. Bot. Gaz. Vol. 58. 1914. p. 285.

Fischer. A. Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize. Ber. d. D. B. G. Bd. 25. 1907. p. 108.

Gassner. G. Altes und Neues zur Frage des Zusammenwirkens von Licht und Temperatur bei der Keimung lichtempfindlicher Samen, Ber. d. D. B. G. Bd. 33. 1915. p. 203.

Kuhn. E. Neue Beiträge zur Kenntniss der Keimung von Phacelia tanacetifolia. Benth. Ber. d. D. B. G. Bd. 33. 1915. p. 367.

Kuhn. E. Dunkelkeimer und Substrat. Ber. d. D. B. G. Bd. 34. 1916. p. 369.

Lehmann. E. Ueber die Beeinflussung der Keimung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. Zeitschr. f. Bot. Bd. IV. 1912. p. 465.

Lehmann E. und Ottenwälder. A. Ueber katalytische Wirkung des Lichtes bei der Keimung lichtempfindlicher Samen. Zeitschr. f. Bot. Bd. V. 1913. p. 337.

Nobbe. F. Handbuch der Samenkunde. 1876.

Promsy. Mlle G. Du rôle des acides dans la germination. Thèse, présentée à la Faculté des Sciences de Paris. 1912.

Traube J. und Marusawa. T. Ueber Quellung und Keimung von Pflanzensamen. Intern. Zeitschr. f. phys. chem. Biologie Bd. 2: 1916. p. 370.

Traube J. und Rosenstein. H. Ueber die Wirkung von oberflächen-aktiven Stoffen auf Pflanzensamen. Biochemische Zeitschrift Bd. 95. 1919. p. 85.

Action stimulante des sels azotés sur la germination de l'Amarantus caudatus

par

E. C. VAN DEN BOS.

INTRODUCTION.

Parmi les facteurs externes qui exercent une influence notable sur la germination des graines, il faut certainement considérer la lumière et la température comme les plus importants; il n'y a donc pas lieu de s'étonner que les physiologistes aient entrepris des recherches nombreuses dans cet ordre d'idées.

Cette influence de la lumière est si caractéristique pour certaines graines que l'on peut distinguer celles-ci en „photophiles" (germant de préférence à la lumière) et en „photophobes" (germant normalement à l'obscurité); la lumière exerce donc une influence tantôt stimulante, tantôt inhibitrice (retardatrice) sur la germination. Cette question se pose, actuellement: d'autres facteurs ne peuvent-ils remplacer l'action de la lumière et provoquer, soit la germination des „photophiles" à l'obscurité, soit annihiler l'action inhibitrice de la lumière chez les „photophobes."

Fischer a, dès 1907, attiré l'attention sur l'influence stimulante qu'exercent certaines substances chimiques sur la germination des graines des plantes aquatiques et palustres. Lehmann publiait, quelques années plus tard, les résultats de ses recherches sur le *Ranunculus sceleratus;* son

mémoire[1]) est consacré à l'étude de l'action stimulante exercée, sur la germination, par la solution de Knop. Les „photophiles" germaient, même à l'obscurité, si on imprégnait le substratum de cette solution. Dans ce cas la lumière, indispensable à la germination dans les conditions normales, pouvait donc être remplacée dans son action par les substances qui entrent dans la composition de la solution de Knop. Peu après Gassner[2]) a montré que l'action stimulante revient spécialement aux nitrates contenus dans cette solution.

Outre aux combinaisons azotées, certains auteurs attribuent aussi aux acides le rôle de stimulant de la germination (Lehmann, Ottenwälder). C'est pourquoi Gassner[3]) a proposé de distinguer l'un de l'autre:

I⁰. le type „acide" représenté par:	*Lythrum*
	Scrophularia
	Verbascum
	Epilobium
et 2⁰ le type „azoté" „ „	*Ranunculus*
	Oenothera
	Chloris
	Hypericum
	Geum
	Gloxinia

J'ai limité les recherches, dont je donne ici le compte-rendu, à l'étude des combinaisons azotées qui exercent une influence stimulante sur la germination. Pour autant que j'ai pu m'en rendre compte, les divers auteurs qui m'ont précédé ont travaillé sur des „photophiles"; c'est pourquoi il m'a semblé intéressant d'expérimenter cette fois sur un „photophobe" Mais il n'était pas facile de trouver, parmi ceux-ci, des graines qui se prêtaient à ces recherches;

---

[1]) *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* Bd. 27, 1909 p. 476.

[2]) *Jahrb. wiss. Bot.* Bd. 55. 1915 p. 259.

[3]) *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* Bd. 33. 1915 p. 217.

chez certaines graines, que j'essayais, les traitements à l'obscurité et à la lumière ne donnaient en général pas de différences assez notables pour pouvoir conclure; chez d'autres la germination durait trop longtemps pour permettre des expériences pratiques.

Je trouvai, finalement, dans l'*Amarantus caudatus*, la graine la plus favorable aux essais que je voulais entreprendre; je reviendrai, plus loin, avec plus de détail sur les particularités que présente la germination de cette plante. [1])

Une seconde question se posa alors. Existerait-il, en dehors des combinaisons étudiées par Gassner, d'autres substances azotées (organiques ou minérales), capables d'exercer une action stimulante sur la germination? Je n'ai pas examiné, à ce point de vue, le rôle des acides, à l'exception de l'acide nitrique HNO_3.

Je donne, ci-après, la liste des substances (organiques et minérales), sur lesquelles ont porté les recherches de Gassner.

Ranunculus sceleratus

KNO_3		$Mg(NO_3)_2$	
KNO_2		$Ca(NO_2)_2$	ont une
$NaNO_2$	ont une	Asparagine	action
$Mg(NO_3)_2$	action	Urée	défavorable
$Ca(NO_3)^2$	stimulante		
$(NH_4)NO_3$			
$(NH_4)Cl$			
$(NH_4)NO_3$		KH^2PO_4	sont indifférents
$NH_4)_2CO_3$		$MgSO_4$	
		$CaCl_2$	

---

[1]) Ce travail était déjà terminé quand parut le mémoire de E. Lehmann traitant de l'influence des sels azotés sur une autre espèce à graines photophobes: le *Veronica Tournefortii*. *Zeitschr. f. Bot.* Bd. 11, 1919, p. 161.

L'acide aspartique est un stimulant faible.

Oenothera biennis.

Les mêmes nitrates et nitrites que ci-dessus ont une action favorable; de même l'urée

KH_2PO^4
$MgSO_4$ sont indifférents
$CaCl_2$
Ac. aspart.

Chloris ciliata.

Les mêmes combinaisons azotées que ci-dessus ont une action favorable

NH_4Cl est un stimulant faible
Substances indifférentes: comme ci-dessus.

Hypericum perforatum.

Substances azotées comme ci-dessus et

NH_4NaHPO_4
HNO_3 } ont une action favorable

HCl
Na_2SO_4
$MgSO_4$
KH_2PO_4 } sont indifférents
$CaCl_2$
$(NH_4)2SO_3$
$(NH4)Cl$

Geum urbanum

Les mêmes substances azotées que ci-dessus
HNO_3
$(NH_4)NaHPO_4$ (faiblement) } exercent une action stimulante

HCl
$MgSO_4$
KH_2PO_4 } sont indifférents
$CaCl_2$

Sinningia speciosa ou „Gloxinia."

Les mêmes combinaisons azotées que ci-dessus stimulent la germination.

$$\left.\begin{array}{l} HCl \\ Na_2SO_4 \\ MgSO_4 \\ KH_2PO_4 \\ CaCl_2 \end{array}\right\} \text{sont indifférents}$$

Parmi les substances organiques, Gassner n'a expérimenté que sur l'urée, l'asparagine et l'acide aspartique. Outre ces trois corps, j'ai utilisé comme substratum, au point de vue de leur influence sur la germination d'*Amarantus caudatus*, des sulfocyanates, des amines et des alcaloïdes. Les graines employées provenaient de la firme Wys d'Amsterdam et étaient de la récolte de 1917; d'autres, appartenant à la récolte de 1918, venaient de la firme Moerheim. Les graines blanches, opaques fournissent un pourcentage plus faible de germinations que celles qui sont quelque peu vitreuses; j'ai travaillé de préférence avec ces dernières.

Particularités de la germination chez l'Amarantus caudatus.

La sensibilité de la graine d'*Amarantus* à l'égard de la lumière à été étudiée par H. Baar.[1]) Cet auteur écrit: „Chez l'*Amarantus*, c'est aux températures basses (5°—10° C) que la lumière fait sentir le plus énergiquement son action inhibitrice de la germination; aux températures de 25°—30°, cette influence de la lumière est annihilée complètement; aux températures de 35°—40° C, cette plante se transforme de „photophobe" qu'elle était, en „photophile obligatoire."

Baar attire plus loin l'attention sur la période de repos, par laquelle passent nécessairement les graines d'*Amarantus*; l'âge des graines est par conséquent un facteur très

---

[1]) Sitzungsb. k. Akad. Wiss. Wien. Math. nat. Cl. Abt. 1 Bd. 121. 1912 p. 667.

important, dont il faut tenir compte dans les observations relatives à l'influence de la lumière. En traitant les graines par les acides (l'*Amarantus retroflexus* fut traité par HCl et HNO_3 à la dilution de 0,5—1 %) il parvint à raccourcir cette période, ou même à la supprimer tout à fait.

Le fait d'avoir trempé préalablement les graines a aussi une action appréciable sur la germination. A l'obscurité, le pourcentage de graines germées est le même, que celles-ci aient trempé préalablement, ou qu'elles n'aient pas trempé; à la lumière, par contre, les graines qui n'ont pas trempé sont plus retardées que les autres dans leur germination.

L'intensité de la lumière est encore un facteur à considérer. Chez l'*Amarantus atropurpureus*, Baar obtint, à l'obscurité et à une température de 20°—25° C., 84 % de germinations après 10 jours; il enrégistra le même chiffre, à la lumière diffuse notamment, pour des graines placées à l'intérieur de la chambre. Cette lumière, moins intense, n'avait donc pas exercé d'influence inhibitrice.

Les chiffres obtenus par Baar pour l'*Amarantus caudatus*, sont:

14°—20°,	après	15	jours,	à la lumière	0 %,	à l'obscurité	44 %
20°—25°	„	17	„	„ „ „	88 %,	„	„	84 %
40	„	5	„	„ „ „	80 %,	„	„	16 %

J'ai consigné, de mon côté, les résultats suivants:

15°—22°	après	6	jours,	à la lum. diffuse	2 %,	à l'obscurité	72 %
19°—23°	„	6	„	„ „ „	27 %,	„	„	83 %
19°—31°	„	8	„	„ „ „	58 %,	„	„	81,5 %

Ces chiffres confirment cette observation de Baar, qui remarque que le pourcentage de graines germées augmente avec l'élévation de la température.

En thermostat réglé à 37° C. et éclairé au moyen d'une lampe Pope, de 35 bougies, j'ai obtenu, après deux jours, 73 % de germinations. L'*Amarantus caudatus* était donc devenu „photophile."

En étuve chauffée au gaz, à la température de 42°, le

pourcentage des graines germées, en présence d'une lampe de 50 bougies, fut de 0 %; à l'obscurité, le chiffre monta à 60 %. Les plantules ainsi obtenues n'étaient pas normales, il est vrai, et ne dépassèrent pas la taille de 3—4 centimètres. Cette dernière observation ne constituait donc nullement une confirmation de cette remarque faite par Baar et d'après laquelle, à la température de 35°—40° C., l'*Amarantus* deviendrait „photophile obligatoire" de „photophobe" qu'il était.

En présence de la grande sensibilité des graines d'*Amarantus* pour la lumière, je me suis demandé si l'influence de celle-ci ne pouvait pas se faire sentir après coup.

Le lecteur trouvera la réponse à cette question dans le Tableau XIII. Aux températures de 20°—27° C., les graines conservées à l'obscurité donnent 36 % de germinations, contre 6 %, chiffre observé pour des graines qui étaient restées exposées pendant 14 jours, à l'état sec, à la lumière du soleil. A la longue, cependant, la différence entre ces deux chiffres s'atténue; après 7 jours, p. ex., le rapport est représenté par 64 : 48.

J'ai eu l'occasion de constater une autre forme encore de sensibilité de ces graines à la lumière: la post-action des rayons lumineux, caractérisée parce que les graines germent mal même à l'obscurité après un séjour a la lumière. C'est Kinzel qui signala le premier cet état tout particulier que peuvent présenter certaines graines.

Lorsque l'on soumet, pendant 4 fois 24 heures, des graines *sèches* d'*Amarantus* à la lumière d'une lampe Pope de 100 bougies, on ne parvient pas à dépasser, après 5 jours d'exposition à la lumière, un pourcentage de 2—5 % de germinations (très exceptionellement 7 %), pour des températures de 17°—20° C.; aux températures plus élevées (nous avons été jusque 25°—27°) le pourcentage resta toujours peu important.

Il nous est interdit de croire que les embryons, exposés

ainsi, avant la germination, à un éclairage intense et à des températures croissantes, aient pu être tués par ce traitement; cette hypothèse doit être écartée; il suffit en effet de remettre ces mêmes graines, ayant fourni des chiffres si peu élevés à l'obscurité, en thermostat réglé à 27° C, pour qu'elles nous donnent de nouveau un pourcentage de germination normal.

J'ai profité de cette méthode pour renforcer quelque peu l'action inhibitrice de la lumière; l'influence stimulante éventuelle des combinaisons azotées sur la germination des graines a pu alors manifester d'autant plus clairement ses effets.

A part une expérience de germination exécutée sur des graines d'*Amarantus atropurpureus* sur du terreau de jardin (et cela sans série de contrôle sur l'eau distillée), Baar n'a jamais utilisé de solutions des substances à étudier; l'essai de germination que je viens de mentionner lui donna le même pourcentage de graines germées à l'obscurité et à la lumière. Aussi bien, Baar voulait simplement démontrer que, pour des températures au-dessous de 25°, les graines d'*Amarantus*, sur lesquelles il opérait, étaient des „photophobes" bien caractérisées. J'ai, moi aussi, constaté des différences relativement notables, pour des températures qui pouvaient s'élever jusqu' à 27°.

Les tableaux qui vont suivre montreront que c'est l'action inhibitrice émanant d'une lampe Pope de 25 bougies qui fournit les conditions les plus favorables pour rechercher si les substances minérales ou organiques examinées exercent ou n'exercent pas une influence stimulante sur la germination.

Substratum et éclairage.

Conformément aux méthodes habituelles, j'ai déposé mes graines à germer sur quelques feuilles de papier à filtrer, dans des boîtes de verre; chacune de celles ci reçut 100

graines; parfois j'en mettais deux séries de 100, et dans certaines expériences, 3 groupes de 100 graines.

Chaque fois que les résultats de l'expérience étaient positifs, celle-ci était reprise une seconde fois.

Tous les réactifs employés étaient garantis chimiquement purs, et provenaient, soit de la *Pharmaceutische Handelsvereeniging* d'Amsterdam, soit de chez Merck à Darmstadt.

Des considérations d'économie m'obligèrent à utiliser du papier à filtrer ordinaire. Ce n'est qu'exceptionnellement que j'employai le papier à filtrer No. 589 de Schleicher et Schüll; p. ex. lorsque je travaillais sur des solutions très diluées, de KNO_3 notamment, comme aussi dans mes tout premiers essais sur la solution de Knop. Des expériences de contrôle, effectuées au moyen de papier à filtrer ordinaire, donnèrent des résultats tout à fait comparables, de sorte que je puis considérer que les résultats obtenus n'ont pas été viciés par l'emploi que j'ai fait du papier ordinaire.

Il y a lieu de mentionner ici que j'ai apporté une légère modification à la manière habituelle de procéder pour la préparation du substratum, afin d'éviter de devoir ajouter de l'eau, lorsque le papier à filtrer commence à se dessécher.

Je pose tout d'abord cinq à six feuilles de papier sur un disque de verre dont le rayon est un peu plus petit que celui de la boîte; la feuille de papier la plus extérieure doit être un peu plus grande que le disque. Je fais maintenant dans les bords de cette feuille, qui dépassent par conséquent un peu le disque, une série d'incisions, dans le sens des rayons, et je replie ensuite le long du disque les segments ainsi obtenus; ces derniers se recouvrent alors partiellement à la face inférieure du disque. Le disque, empaqueté de la sorte, est placé finalement dans la boîte, dans le fond de laquelle je verse une mince couche de la solution à essayer.

Grâce aux forces capillaires, le substratum reste toujours imprégné d'une solution identique, dont la concentration

ne varie que très peu. On pouvait verser dans la boîte un volume relativement important de la solution, sans avoir à craindre d'étouffer les graines, car celles-ci se trouvaient toujours, en effet, placées relativement haut, à cause de l'épaisseur de la plaque de verre. Cette méthode m'a donné d'autant plus de satisfaction que j'opérais, principalement, sur des graines lavées, qui avaient séjourné préalablement pendant quelque temps dans une solution, pour être mises ensuite à germer sur eau distillée.

Après un laps de temps de trois fois 24 heures, on pouvait généralement apercevoir déjà des traces de germination; aux températures basses, les graines mettaient plus longtemps à germer.

Dans presque toutes mes expériences, j'utilisai une lampe Pope de 25 bougies, placée à 26 centim. des boîtes de Petri; il était utile d'intercaler encore entre la lampe et les graines une feuille de papier paraffiné, qui tamisait la lumière; on arrivait ainsi à réaliser exactement une inhibition d'intensité déterminée, à laquelle on pouvait opposer l'action du substratum.

Tout ce matérial expérimental se trouvait placé dans une serre, ce qui m'a permis de continuer les expériences en hiver. A chaque dénombrement que je fis des graines germées, je notai la température.

Une autre chambre d'éclairage, à paroi double, permettait de maintenir une température à peu constante de 42° C., au moyen d'une lampe de 50 bougies qu'on y suspendait.

J'avais encore à ma disposition un thermostat électrique donnant une température constante de 27°, pour les expériences qui devaient se faire à l'obscurité. Je l'utilisai p. ex. pour la recherche de la post-action que la lumière exerce; il me permit aussi de vérifier si l'embryon était mort ou vivant, dans les cas où, sous l'action du substratum, la germination ne s'était pas produite.

Résultats des expériences.

Action stimulante de la solution de Knop sur la germination.

Mes toutes premières expériences furent faites dans le but de vérifier jusqu'à quel point la solution de Knop peut constituer un stimulant pour la germination; il s'agissait de déterminer, d'une part, quelle est la concentration qui donne les meilleurs résultats, et laquelle, d'autre part, pourrait, éventuellement, exercer une action défavorable; il y avait lieu, enfin, de rechercher si les variations de la température amenaient des différences notables dans les résultats obtenus. La composition de la solution de Knop que j'ai utilisée, est celle qui est donnée dans la „Pflanzenphysiologie" de Jost:

0,25 gr. de sulfate de Magnésium.
1,00 „ „ nitrate de Calcium.
0,25 „ „ phosphate de Potassium.
0,12 „ „ chlorure de Potassium. Au litre.

Je signalerai, à l'occasion, qu'il s'agit d'une concentration double ou quadruple de cette solution, par cette notation: Knop 2 × et Knop 4 ×.

C'est au mois de juillet que j'ai commencé mes recherches; la température du laboratoire était de 19°—24° C., exception faite de quelques journées plus froides, pendant lesquelles la température descendit jusqu'à 14° C. Les boîtes de verre renfermant les graines étaient placées près des fenêtres, vers le Nord; pour l'essai de la germination à l'obscurité, les boîtes étaient simplement recouvertes d'une cloche de carton noirci à l'extérieur.

Sauf pour les températures très basses (14°—17°) le nombre de graines germée est déjà appréciable après 3 fois 24 heures; le maximum est atteint après 6 jours; il arrive bien que quelques graines germent encore après

cela, mais ces quelques unités n'influent plus, d'une façon sensible, sur le chiffre du pourcentage moyen; c'est pourquoi je considère régulièrement l'expérience comme terminée deux jours après le dernier dénombrement. Au début, je laissais encore les boîtes, contenant comme substratum de l'eau distillée, en place pendant quelque temps afin de pouvoir enrégistrer les quelques germinations qui pourraient encore se produire; mais bientôt je m'aperçus que cette précaution était superflue: je n'ai jamais été amené à modifier mes chiffres.

Ma première expérience fut faite avec la solution de Knop à la concentration ordinaire (concentration faible), et en opérant à la lumière et à l'obscurité. Les boîtes recevaient la lumière diffuse. Le tableau I donne le résultats obtenus.

Tableau I.

Expérience sur la solution de Knop.

100 graines par boîte — A la lumière et à l'obscurité — Expér. *in duplo*.

Papier à filtrer Schleicher et Schüll, No. 589 (3 feuilles).

Température du laboratoire: 15—22°.

Mise en train de l'expérience: 10 juin.

Premier dénombrement 13 „

2e „ 16 „

Fin de l'expérience 18 „

Numéro.		Eclairage.	Substratum.	Graines germées, par boîte, après 3 j.		6 j.		Pourcent. moyen.
110	1ab	Lumière diffuse	eau distillée	0	0	2	0	1
	2ab	Obscurité	„	12	18	31	47	39
	3ab	Lumière diffuse	Sol. de Knop	6	6	40	42	41
	4ab	Obscurité	„	42	48	71	73	72

L'action stimulante de la solution de Knop est très nette (41 % contre 1 %): même résultat à l'obscurité; la solution fournit plus de germinations que l'eau distillée: 72 % contre 59 %.

Afin de vérifier si une concentration plus forte de la solution donnerait un chiffre notablement plus élevé de germinations, je répétai l'expérience en utilisant une solution de concentration double (Knop 2 ×).

Tableau II.

Expérience de germination, à la lumière; solution de Knop de concentration double.

100 graines par boîte. *In duplo.*

Papier à filtrer Schl. et Sch. No. 589.

Température { 14°—20°. / 15°—23°.

Début de l'expérience: 26 juin.

1er dénombrement: 1 juillet.

2e „ 2 „

3e „ 2 „

4e „ 7 „

Fin de l'expérience 10 „

Numéro.	Eclairage.	Substrat.	Graines germées, par boîte, après 5 j.		6 j.		7 j.		11 j.		Pourcent. moyen.
119 1ab	Lum. diff.	eau dist.	0	0	0	0	0	0	0	1	0,5
2ab	„	Knop	7	2	19	6	33	11	36	13	24,5
3ab	„	Knop (2 ×)	5	10	24	33	33	48	52	51	51,5

C'est la température, moins élevée (14°—20°) que dans l'expérience précédente, qui amène un ralentissement de la germination; aussi, le maximum n'est-il atteint qu'après 11 jours. Il arriva plus d'une fois que des boîtes contenant le même substratum présentaient des différences notables entre leurs coefficients de germination respectifs, au lieu

de donner à peu près les mêmes chiffres: tel fut le cas, dans cette expérience, pour les boîtes *2a* et *2b*. J'ignore la cause de ces divergences. Il n'est pas facile, d'ailleurs, d'en trouver l'explication; les deux vases étaient placés côte à côte; l'éclairage était par conséquent identique, de même que la température, de part et d'autre. Un désavantage découle de différences aussi importantes existant entre les totaux: c'est que le pourcentage moyen calculé d'après ces chiffres si divergents l'un de l'autre n'exprime plus la proportion exacte par rapport aux autres boîtes à germination.

Le tableau ci-dessus ne nous autorise pas, en somme, à conclure que la solution de Knop de concentration double (Knop 2 ×) donnerait un plus grand nombre de germinations que la concentration faible de cette même solution. D'autres observations ont montré, par contre, que des concentrations encore plus fortes de la solution de Knop (Knop 4 ×) amènent une diminution notable de son action stimulante sur la germination; la solution de Knop exercerait, en d'autres termes, une influence défavorable dans ces conditions. Les tableaux III et IV, notamment, le démontrent.

Tableau III.

Germination à la lumière, utilisant la solution de Knop à une concentration plus forte;

100 graines par boîte de verre. *In duplo.*
Papier à filtrer Schl. et Sch. No. 589.
Température du laboratoire: 19°—23° C.
Début de l'expérience: 29 juin.

1er dénombrement	1	juillet.
2e „	2	„
3e „	3	„
4e „	5	„
Fin de l'expérience	8	„

Numéro.	Eclairage.	Substrat.	Graines germées après 2 j.		3 j.		4 j.		6 j.		Pourcent. moyen.
121 1ab	Obsc.	eau dist.	47	40	82	73	85	78	88	79	83,5
2ab	Lum. diff.	„	0	0	15	9	29	22	29	25	27
3ab	„	Knop	3	1	63	67	81	91	83	95	89
4ab	„	„ (2 ×)	1	1	66	64	84	83	87	93	90
5ab	„	„ (4 ×)	0	2	47	42	71	64	73	66	68,5

Cette fois, les vases étaient placés plus loin de la fenêtre (3 mètres) que précédemment. C'est donc à l'intensité, plus faible, de la lumière que l'on doit attribuer l'augmentation du nombre de graines qui ont germé; cette augmentation s'est manifestée même pour l'eau distillée. C'est-à-dire que l'action inhibitrice de la lumière a été plus faible, ainsi que l'on devait s'y attendre.

Il n'y a pas de divergence notable entre les effets de la solution de Knop faible et ceux de la solution plus concentrée (Knop 2 ×).

L'expérience suivante est destinée à nous montrer si une élévation de la température provoquerait une accélération de la germination; elle fut exécutée dans une serre, où la température atteignit jusque 31° C.

Tableau IV.

La même expérience avec solution de Knop, répétée à une température plus élevée;

100 graines par boîte de verre. *In duplo.*
Papier à filtrer Schl. et Sch. No. 589.
Température: 19°—31°, en serre.
Début de l'expérience: 1 juillet.
1er dénombrement: 3 „
2e „ 4 „
3e „ 9 „
Fin de l'expérience: 12 „

Numéro.	Eclairage.	Substrat.	Graines germées, après 2 j.		3 j.		8 j.		Pourcent. moyen.
122 1ab	Obscurité	eau dist.	32	25	65	76	80	83	81,5
2ab	Lumière diffuse	„	0	0	2	8	62	54	58
3ab	„	Knop	2	2	19	22	61	89	75
4ab	„	„ (2 ×)	3	1	28	26	71	63	67
5ab	„	„ (4 ×)	0	0	10	2	47	21	34

Afin d'atténuer l'éclairage trop violent de la serre, j'ai recouvert les boîtes à germination d'une feuille de papier paraffiné. Par suite de la température élevée, l'eau distillée fournit un pourcentage beaucoup plus fort de graines germées, de sorte que la différence entre ces chiffres et ceux que fournit la solution de Knop diminua notablement. On remarquera aussi l'action inhibitrice des solutions de Knop concentrées (Knop *4* ×) qui apparaît très nettement.

La température élevée m'empêcha de poursuivre mes expériences dans la serre; les suivantes furent, de nouveau, exécutées dans la laboratoire; les boîtes à germination furent replacées tout près des fenêtres.

Action stimulante des nitrates sur la germination.

Les expériences qui précèdent montrent clairement que la germination se trouve activée sous l'influence de la solution de Knop; il était donc tout naturel de penser que c'étaient les nitrates y contenus, et plus spécialement le nitrate de potassium, qui s'opposaient à l'action inhibitrice de la lumière.

Dans le but de déterminer à quelle concentration cette action stimulante des nitrates devenait appréciable, je mis un lot de graines à germer sur une solution de KNO_3;

un second lot, servant d'essai de contrôle, fut placé sur solution de Knop. Dans toutes les expériences suivantes, j'exprimerai toujours la concentration en molécules-grammes.

Tableau V.

Essai de germination à la lumière, avec KNO_3;
100 graines par boîte. *In duplo.*
Papier à filtrer Schl. et Sch. No. 589.
Eclairage à la lumière diffuse; boîtes à germination placées tout près de la fenêtre, exposées à plusieurs reprises à l'éclairage intense du milieu du jour.
Température de laboratoire: 17°—23° C.
Début de l'expérience: 17 juin.
1er dénombrement: 21 „
2e „ 22 „
3e „ 24 „
4e „ 27 „
Fin de l'expérience: 29 „

Numéro.	Eclairage.	Substrat.	Graines germées après 4 j.		5 j.		7 j.		10 j.		Pourcent. moyen.
116 1ab	Lum. diff.	eau dist.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2ab	Obsc.	„	50	35	52	40	53	41	54	41	47,5
3ab	Lum. diff.	Knop	4	3	19	16	26	21	26	21	23,5
4ab	Obsc.	„	44	58	61	70	64	77	65	79	72
5ab	Lum. diff.	KNO_3: 0,1 mol.-gr.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6ab	Obsc.	„ „	2	2	9	4	9	4	9	5	7

Les basses températures qui ont régné, surtout pendant les premiers jours, influencèrent en général la germination de façon défavorable; à l'obscurité, on n'obtient que 47,5 %, contre ± 80 %, chiffre atteint dans les expériences précédentes; pour les mêmes motifs, la solution de Knop ne fournit qu'un pourcentage peu élevé: 23,5 % au lieu de 41 % (et plus), observé précédemment.

Cette expérience nous apprend seulement que la solution

de KNO_3 à la concentration de 0,1 mol.gr. exerce une action défavorable; le résultat obtenu est même encore plus frappant pour les graines germées à l'obscurité (6a et 6b) que pour les autres.

J'essayai ensuite des solutions de KNO_3, aux concentrations de 0,01 mol.-gr., 0,05 mol.-gr., et 0,005 mol.-gr.; j'expérimentai également sur d'autres nitrates.

Tableau VI.

Expérience sur les nitrates.
100 graines par boîte. *In duplo.*
Papier à filtrer Schl. et Sch. No. 589.
Température du laboratoire { 21°—23° C. / 17°—23° C.
Début de l'expérience: 8 juillet.
1er dénombrement: 12 „
2e „ 15 „
3e „ 17 „
4e „ 20 „
5e „ 22 „
Fin de l'expérience: 25 „

Numéro.	Eclairage.	Substrat.	Graines germées, après 4 j.		7 j.		9 j		11 j.		13 j.		Pourcent. moyen.
124 1ab	Obsc.	eau dist	36	34	46	48	47	50	48	54	48	56	52
2ab	Lum. diff.	„	0	0	6	7	10	12	16	19	16	19	17,5
3ab	„	KNO_3 0,01 m.-g.	17	16	24	17	40	35	50	46	65	50	57,5
4ab	„	„ 0,05	2	2	3	2	15	9	21	10	23	14	18,5
5ab	„	„ 0,005	10	19	16	25	30	30	33	37	33	37	35
6ab	„	$NaNO_3$ 0,01	10	14	15	16	31	26	51	42	57	42	49,5
7ab	„	„ 0,05	1	0	4	4	12	6	14	13	17	15	16
8ab	„	„ 0,005	19	15	23	16	47	28	51	38	55	50	57,5
9ab	„	NH_4NO_3 0,01	28	10	30	14	44	26	50	33	50	35	42,5
10ab	„	„ 0,05	9	24	13	41	17	48	20	50	21	53	37
11ab	„	„ 0,005	16	19	22	24	32	38	38	47	40	49	44,5

Tous ces nitrates (à l'exception de NH_4NO_3) exercent une action stimulante sur la germination, aux concentrations qui ne dépassent pas 0,01 mol. gr. C'est la concentration de 0,05 mol.gr. qui semble constituer la limite entre les solutions neutres inactives, et celles qui ont une influence défavorable; que le lecteur compare les coefficients de germination 18,5 % et 16 %, que donne la concentration de 0.05 mol.gr., avec celui de 17,5 % qui correspond à l'eau distillée. La concentration de 0,1 mol.gr. est franchement défavorable. (cf. Tableau V),

L'expérience suivante nous apprendra si les concentrations plus faibles que 0,005 mol.gr. sont encore capables d'agir comme stimulant de la germination.

Tableau VII.

Expérience sur les solutions de KNO_3, aux concentrations faibles.

100 graines par boîte. *In duplo.*

Papier à filtrer de Schl. et Sch. No. 589: 3 feuilles, enveloppant la plaque de verre.

Température moyenne du laboratoire: 17°—23° C.

Eclairage: boîtes à germination placées tout près de la fenêtre.

Début de l'expérience: 18 juillet.

1er dénombrement: 22 „

2e „ 25 „

3e „ 3 août.

4e „ 5 „

Fin de l'expérience: 7 „

Numéro		Eclairage.	Substrat.	Graines germées, apres 4 j.		7 j.		16 j.		19 j.		Pourcent. moyen.
131	1ab	Lum. diff.	eau dist.	9	2	11	2	12	2	12	2	6
	2ab	„	KNO_3 0,002 m.-g.	26	46	31	47	33	48	33	48	40,5
	3ab	„	„ 0,001	14	23	14	26	15	28	15	28	21,5
	4ab	„	„ 0,0005	1	3	10	5	11	5	11	5	6

Les solutions dont la concentration ést égale ou supérieure à 0.001 mol.gr. fournissent encore une augmentation appréciable du nombre de graines germées. Comme nous avons affaire, dans cette expérience, à des concentrations très faibles, j'ai entouré ma plaque de verre de 3 feuilles de papier à filtrer au lieu d'une seule, afin d'exclure du substratum des traces de silicates (provenant du verre), qui auraient pu s'y dissoudre.

Germination à la lumière artificielle.

L'éclairage par la lumière naturelle a cet inconvénient que son intensité varie constamment; un autre désavantage est à craindre, pendant les journées sombres: il se pourrait que pendant ces périodes d'éclairage faible, l'influence inhibitrice de la lumière soit tellement amoindrie que les différences entre les germinations à la lumière et celles qui se sont effectuées à l'obscurité ne soient plus que difficilement appréciables. Ces différentes raisons m'engagèrent à expérimenter avec un éclairage artificiel.

Dans une chambre d'éclairage (dont la description a été donnée, déjà, plus haut), j'essayai successivement une lampe Pope de 100 bougies, puis une de 50, et enfin une de 25 bougies. Les deux premières firent monter la température dans des proportions énormes; la lampe de 25 bougies se montra la plus avantagense pour nos expériences: l'action inhibitrice qu'elle produisait équivalait, à peu de chose près, à celle de l'éclairage par la lumière solaire diffuse.

Tableau VIII.

Expérience avec éclairage artificiel.
Papier à filtrer Schl. et Sch., No. 589.

Eclairage: lampe Pope de 25 bougies.

Température { 18,5°—21° C.
18°—22° C.
18°—22,5° C.

Début de l'expérience: 3 juillet.
1er dénombrement: 5 „
2e „ 8 „
3e „ 9 „
Fin de l'expérience: 12 „

Numéro.	Eclairage.	Substrat.	Graines germées après 3 j.		5 j.		6 j.		Pourcentage moyen.
123 1ab	Obscurité	eau dist.	8	12	52	72	62	74	68
2ab	Lampe Pope 25b	„	0	0	3	1	5	1	3
3ab	„	Knop (2 ×)	9		50		60		60

L'un des vases à germination se brisa, de sorte qu'il me fut impossible de calculer une moyenne précise; cependant une différence importante se manifesta, très nettement, entre les chiffres fournis par la solution de Knop (de concentration double) et par l'eau distillée; elle est mesurée par le rapport 60 : 3. Je recommençai cette expérience.

Tableau IX.

Répétition de l'expérience précédente avec éclairage artificiel.

Papier à filtrer Schl. et Sch. no. 589; une feuille, recouvrant la plaque de verre, 100 graines par boîte à germination.

Température { 18°—25° C.
18,5°—26° C.
18°—25° C.
18°—22° C.

Début de l'expérience: 13 juillet.
1er dénombrement: 17 „
2e „ 18 „
3e „ 20 „
4e „ 22 „
Fin de l'expérience: 24 „

Numéro.	Eclairage.	Substrat.	Graines germées, après 4 j.		5 j.		7 j.		9 j.		Pourcent. moyen.
127 1ab	Obscurité	eau dist.	73	67	75	70	75	72	76	72	74
2ab	Lampe de Pope	Knop (2 ×)	4	3	6	5	14	5	14	6	10
3ab	„	„	24	35	30	52	42	59	51	62	56,5

La température élevée fit monter un peu le chiffre des germinations sur l'eau distillée; malgré cela, la divergence entre ce coefficient et celui fourni par la solution de Knop (2 x) fut très importante: 56,5 % contre 10 %.

La présente expérience confirme donc les résultats de l'expérience précédente.

Action stimulante de NO_3 sur la germination.

Dans le but de vérifier si, dans les nitrates, c'était de l'anion ou du cation qu'émanait l'influence stimulante exercée sur la germination, j'ai fait une expérience comparative, avec un sulfate et un nitrate.

Tableau X.

Expérience avec le sulfate et le nitrate d'ammonium.

Papier à filtrer Schl. et Sch., no. 589; 100 gr. par boîte à germination. *In duplo.*

Eclairage: lampe Pope de 25 bougies.

Température { 19°—24° C.
18°—23° C.
18°—24° C.

Début de l'expérience: 25 aout (juillet?)
1er dénombrement: 3 „
2e „ 5 „
3e „ 8 „
Fin de l'expérience: 10 „

Numéro.	Eclairage.	Substrat.	Graines germées, après 9 j.		11 j.		14 j.		Pourcent. moyen.
134 1ab	Obscurité	eau dist.	54	61	58	61	58	61	59,5
2ab	Lampe Pope	„	3	2	4	3	4	3	3,5
3ab	„	$(NH_4)_2SO_4$ 0,005 m.-g.	4	3	4	4	4	5	*4,5*
4ab	„	$(NH_4)NO_3$ 0,005 „	10	9	22	14	25	17	*21*

Cette expérience montre que l'action stimulante exercée par le nitrate doit être attribuée à l'anion; c'est ce que confirme encore le tableau XI.

Une expérience de contrôle était établie, avec solution de Knop de concentration double (Knop 2 x).

Tableau XI.

Expérience sur: l'urée.
„ „ l'ion SO_4.
„ „ l'ion Cl.

Expérience comparative de contrôle, avec solution de Knop.

Papier à filtrer Schl. et Sch., no 589; une feuille recouvrant la plaque de verre; 100 graines par boîte de verre.

Eclairage: lampe Pope de 25 bougies.

Température { 19°—24° C.
20°—26° C.

Début de l'expérience: 30 juillet.
1er dénombrement: 3 août.
2e „ 5 „
3e „ 8 „
4e „ 10 „
Fin de l'expérience: 12 „

Numéro.	Eclairage.	Substrat.	Graines germées, après 4 j.		6 j.		9 j.		11 j.		Pourcent. moyen.
135 1ab	Obscurité	eau dist.	8	44	63	64	63	65	64	65	64,5
2ab	Lampe Pope	„	4	3	5	3	6	3	6	4	5
3ab	„	CON_2H_4 0,005 m.-g.	7	2	14	2	19	2	19	2	10,5
4ab	„	$(NH_4)_2SO_4$ 0,005 „	3	1	4	5	4	5	4	5	4,5
5ab	„	NaCl 0,005 „	2	4	6	5	7	5	7	5	6
6ab	„	KCl 0,005 „	4	0	6	0	8	0	9	0	4,5
7ab	„	Knop (2 ×)	37	58	40	65	50	68	54	68	61

Les ions Cl et SO_4 n'ont aucune action stimulante sur la germination. Il en est de même de l'urée, la première combinaison organique que j'utilisai dans mes recherches; dans cette expérience, comme dans les suivantes, cette substance n'exerça jamais aucune influence appréciable.

Tableau *X*II.

Répétition de l'expérience précédente, sur les ions SO_4 et Cl.

Eclairage: lumière diffuse; les boîtes à germination sont placées devant les fenêtres du laboratoire.

Température { 18°—23° C.
18°—20° C.

Papier à filtrer ordinaire; 100 graines par boîte; les boîtes 3a et 3b reçoivent du papier Schl. et Sch. no. 589.

Début de l'expérience: 5 août.
1er dénombrement: 12 „
2e „ 15 „
3e „ 19 „
Fin de l'expérience: 21 „

Numéro.	Eclairage.	Substrat.	Graines germées, après 7 j.		10 j.		14 j.		Pourcent. moyen.
136 1ab	Obscurité	eau dist.	51	55	55	68	58	68	63
2ab	Lum. (diff.)	„	0	1	1	1	2	2	2
3ab	„	„	0	1	0	1	0	1	0,5
4ab	„	$(NH_4)_2SO_4$ 0,01 m.-g.	1	2	1	2	1	2	1,5
5ab	„	„ 0,005 „	2	0	2	1	2	1	1,5
6ab	„	NaCl 0,01 „	0	0	1	0	1	0	0,5
7ab	„	„ 0,005 „	1	0	1	0	1	0	0,5
8ab	„	KCl 0,01 „	0	0	0	0	0	0	0
9ab	„	„ 0.005 „	0	0	0	0	0	0	0

Cette expérience confirme les résultats négatifs obtenus précédemment pour les ions SO_4 et Cl.

Influence inhibitrice de la lumière, à effet retardé.

Il n'a été question jusqu'à présent que de l'action inhibitrice de la lumière, s'exerçant sur des graines imbibées. On peut se demander si la lumière ne pourrait influencer, d'avance, avant leur germination, les graines sèches, si bien que son effet se ferait sentir après coup, sur les graines imbibées, et placées à l'obscurité. Tel est le but de l'expérience suivante.

Tableau XIII.

Expérience sur des graines exposées, à l'état sec, à un éclairage préalable.

Ces graines furent soumises, à l'état sec, pendant 4 jours, à la lumière solaire, puis semées sur eau distillée, à l'obscurité. 100 graines par boîte. *In triplo.*

Papier à filtrer ordinaire; cinq feuilles par plaque de verre.

Température 20°—27° C.

Début de l'expérience: 20 août.
1er dénombrement: 23 „
2e „ 24 „
3e „ 26 „
Fin de l'expérience: 28 „

Numéro.	Traitement préalable.	Eclairage.	Substrat.	Graines germées après 3 jours.			% moyen.	Graines germées après 4 jours.			% moyen.	Graines germées après 6 jours.			% moyen.	Graines germées après 7 jours.		
142 1abc	Aucun	Obscur.	eau dist.	32	35	42	36	60	58	62	60	65	60	65	63	66	59	68
2abc	Expos. à la lum. pend. 14 jours	„	„	5	6	7	6	32	50	40	40	37	57	50	48	37	58	51

L'influence inhibitrice retardée, exercée par la lumière, apparaît le plus nettement le 3e jour; on observe, en effet, en ce moment:

36 % de germinations pour les graines conservées à l'obscurité contre 6 % de germinations pour les graines insolées préalablement pendant 14 jours.

Le 4e jour donne, pour ces deux catégories, respectivement 60 % et 40 %.

Le 6e jour donne, pour ces deux catégories, respectivement 63 % et 48 %.

Le 7e jour donne pour ces deux catégories, respectivement 64 % et 48 %.

Si les graines, qui ont germé à l'obscurité, subissent quand même, après coup, l'action inhibitrice de la lumière, cela pourrait tenir à ce que ces graines quoique séchées à l'air auraient retenu encore des traces d'eau dans leurs tissus. La présence de cette eau, même en très petite quantité, permettrait à certaines réactions chimiques de continuer, sur lesquelles la lumière pourrait alors faire valoir son influence; celle-ci ne se manifesterait que lors

de la germination, notamment en retardant l'apparition de la radicule.

Pour débarrasser les graines des ces dernières traces, j'ai maintenu dans un exsiccateur pendant 43 fois 24 heures les graines séchées préalablement à l'air, et les exposai ensuite à l'action de la lumière solaire. L'influence inhibitrice de celle-ci sur la germination se manifesta comme précédemment; on doit donc admettre qu'elle se fait sentir alors même que les graines n'offrent plus qu'une teneur en eau d'imbibition extrêmement faible.

Je repris alors l'expérience dans des conditions tout-à fait parallèles à celles de l'expérience précédente, en utilisant, pour l'éclairage, une lampe Pope de 25 bougies: je ne constatai plus les différences que j'avais observées précédemment entre les deux catégories de graines, qui avaient été exposées à la lumière naturelle.

La divergence constatée entre la germination des graines, soumises préalablement à l'action de la lumière solaire, et de celles qui n'avaient pas subi ce traitement, me donnait le moyen d'expérimenter désormais à l'obscurité, dans un thermostat à température constante. Introduire l'appareil d'éclairage dans le thermostat — l'expérience le prouva — est impossible, à cause de l'élévation notable de la température que cela amène; or, on sait que dans ces conditions l'*Amarantus caudatus* devient „photophile." Une lampe Pope de 25 bougies, placée dans le thermostat, fait monter la température jusqu'à 37° C.; sur le substratum à l'eau distillée, on atteignait déjà au bout de deux jours le pourcentage maximum de graines germées (75—80 %.)

Un essai de germination effectué à température constante était de nature à démontrer si l'accélération de la germination que l'on constate chez l'*Amarantus caudatus* est dûe uniquement à l'action de la solution saline utilisée, ou s'il faut l'attribuer également — comme Gassner l'a

fait voir pour les graines de *Ranunculus sceleratus* — aux oscillations de la température.

Tableau XIV.

Expérience sur des graines, préalablement insolées; germination à l'obscurité.

Les graines ont été maintenues, pendant 43 jours, dans un exsiccateur, et exposées, en même temps, à l'action de la lumière solaire; une seconde série fut soumise à la lumière d'une lampe de 25 bougies.

Les graines de l'une et de l'autre catégorie, mises ensuite à germer sur eau distillée, en thermostat; 100 graines par capsule de Petri; *in triplo.*

Température constante: 27° C.

Début de l'expérience:

1er dénombrement:	1	septembre.
2e ,,	2	,,
3e ,,	4	,,
4e ,,	5	,,
Fin de l'expérience:	8	,,

Numéro.	Expos. préalable à la lum.	Substrat.	Graines germées, après 1 j.			% moy.	2 j.			% moy.	3 j.			% moy.	4 j.			% moy.
49 1abc	aucune	eau dist.	10	12	10	11	56	66	58	60	75	76	70	74	76	79	72	76
2abc	Lum sol. pend. 43 j.	,,	0	0	0	0	11	4	4	6	56	46	46	49	73	74	60	69
3abc	Lamp. Pope 25b pend. 43 j	,,	2	4	4	3	56	55	44	52	67	70	58	65	69	72	58	66

La divergence maxima se produit après 2 jours: 60 % contre 6 %; elle s'atténue le 3e jour; et le 4e jour les coefficients sont à peu près identiques dans les différents groupes; l'effet retardé de la lumière a donc cessé tout-à-fait d'être sensible à partir de ce moment.

Les chiffres fournis par les groupes 3a, 3b, 3c, montrent

que la lumière produite par la lampe de 25 bougies est trop faible pour excercer une post-action; après le 2e jour, le chiffre diffère à peine de celui des graines non éclairées préalablement (60 % et 52 %.)

C'est pourquoi dans l'expérience suivante, sur substratum de KNO_3, je n'utilisai plus que des graines soumises à l'éclairage préalable par la lumière solaire. Avant cette expérience, je répétai, cependant, l'essai qui précède, mais en substituant la solution de Knop à l'eau distillée.

Tableau XV.

Essai de germination à l'obscurité, sur des graines insolées préalablement; température constante.

Les graines furent exposées, pendant 45 jours, dans un exsiccateur, à la lumière naturelle (parfois en plein soleil).

Mises à germer, ensuite, sur eau distillée et sur solution de Knop, en thermostat à 27° C.

Début de l'expérience: 3 octobre.
1er dénombrement: 5 „
2e „ 5 „
3e „ 6 „
Fin de l'expérience: 9 „

Numéro.		Durée de l'exp. préalable à la lum.	Substrat.	Nombre des graines germées, apres 2 j.			54 h.			3 j.		
						% moy.			% moy.			% moy.
151	1ab	45 jours	eau dist.	9	5	4,5	10	10	10	50	52	51
	2ab	„	Knop	16	10	13	26	27	26,5	57	52	54,5

Ici encore, l'action stimulante de la solution s'observe, à température constante, quoique d'une façon moins nette.

La solution de Knop fournit, après 2 fois 24 heures, un pourcentage triple de celui de l'eau distillée; après

54 heures la divergence des deux chiffres est un peu moindre; après 3 jours, elle n'est plus appréciable.

Accélération de la germination des graines par un traitement chimique préalable.

Dans toutes les expériences qui ont précédé les graines à examiner étaient mises à germer sur un substratum de concentration connue; ces essais ont permis de constater que les concentrations trop fortes paralysent la germination ou provoquent même parfois la mort des plantules; la radicule ne peut résister qu' à des solutions ne dépassant pas certaines concentrations déterminées; si cette concentration est dépassée, la radicule est tuée dès que l'enveloppe de la graine s'est entr'ouverte. Il suffit, d'autre part, qu'une quantité excessivement faible de ces substances ait réussi à passer au travers du spermoderme pour exercer une action stimulante sur la germination. Ces considérations m'engagèrent à essayer d'une autre méthode, dont j'espérais obtenir de bons résultats pour mes recherches: il s'agissait de traiter d'avance les graines par des solutions des substances dont je voulais expérimenter l'action; j'ai donc fait tremper mes graines dans ces diverses solutions, puis, après les avoir lavées soigneusement, je les ai mises à germer sur eau distillée.

Je comptais encore que ces expériences me fourniraient une réponse satisfaisante à la question de savoir si les différents sels agissent sur l'embryon ou sur l'enveloppe de la graine. Il est clair en effet, que lors du lavage de la graine, après traitement par une solution saline, le sel va diffuser bien plus facilement s'il s'est arrêté dans les tissus du spermoderme, que s'il a pénétré jusque dans l'embryon et l'albumen. Si donc on constate que les graines fournis-

sent encore, après le rinçage, un pourcentage de germination trop fort, on sera fondé à admettre que ce sel a agi sur l'embryon lui même.

Je compte revenir plus loin sur cette question à la fin du présent mémoire; pour le moment, je ne veux m'occuper que de mes essais sur l'action du traitement préalable des graines au moyen de solutions relativement concentrées, dont j'espérais obtenir des résultats plus satisfaisants.

Les expériences précédentes ont démontré que KNO_3, dissous dans le substratum à la concentration de 0,1 mol.-gr., a une action nuisible sur la graine. L'effet produit serait-il encore le même pour des solutions équivalentes, ou même plus fortes de ce même sel, que l'on ferait agir sur les graines, pendant un espace de temps restreint, avant de les mettre à germer sur eau pure?

Deux moyens se présentaient à moi pour augmenter la quantité du sel dans l'intérieur de la graine: ou bien traiter les graines par une solution plus concentrée de nitrate, ou bien laisser tremper les graines plus longtemps dans la solution diluée. Le tableau XVI donne les résultats obtenus par l'une et l'autre manière de procéder.

Tableau XVI.

Essai de germination sur des graines ayant subi un traitement préalable,

Graines trempées respectivement pendant 3 fois 24 h., 2 fois 24 h. et 24 h. dans des solutions de KNO_3 de concentrations diverses; lavées ensuite; mises à germer sur eau distillée.

Eclairage par lampe Pope de 25 bougies.

Début de l'expérience: 28 septembre.

Température { 17°—20° C.
18°—22° C.
17°—20° C.

1er dénombrement: 30 septembre.
2e „ 1 octobre.

3e dénombrement 4 octobre.
Fin de l'expérience: 6 „

Numéro.	Graines trempées dans:	Pendant.	Graines germées après 2 j.		3 j.		5 j.		Pourcent. moyen.
148 1ab	eau dist.	3 × 24 h	0	1	1	2	1	3	2
2ab	KNO_3 0,1 m.-g.	„	10	34	29	50	32	51	41,5
3ab	„ 0,2 „	„	44	24	60	34	60	35	47,5
4ab	eau dist.	2 × 24 h.	0	0	1	0	1	1	1
5ab	KNO_3 0,2 m.-g.	„	40	37	47	40	48	44	46
6ab	„ 0,4 „	„	12	38	34	80	34	81	57,5
7ab	eau dist.	24 h.	1	1	1	2	1	4	2,5
8ab	KNO_2 1 m.-g.	„	36	18	70	32	73	32	52,5

Le pourcentage moyen obtenu est partout à peu près identique. Ni un renforcement de la concentration ni une prolongation du trempage ne fait monter le pourcentage à cette température. J'en conclus: il faut admettre ou bien que la quantité de KNO_3 qui a pénétré dans les graines a d'emblée atteint partout la limite maxima; ou bien il suffit qu'une certaine quantité, relativement petite, de ce nitrate ai pénétré pour „déclancher" la germination; une fois celle-ci commencée, toute nouvelle portion de nitrate reste sans aucun effet.

Accélération de la germination de graines préalablement insolées et en même temps soumises à un traitement chimique préalable.

Les tableaux XIV et XV nous ont montré quelle grande différence présente la germination des graines sèches préalablement insolées et non soumises préalablement à l'action de la lumière solaire. Les observations qui y sont consignées m'ont suggéré un moyen pratique d'étudier l'influence

stimulante qu'exercent certains corps sur la germination, en opérant à température constante, mais à l'obscurité. En effet, les graines insolées préalablement pouvaient être mises à germer dans le thermostat, sans utiliser aucun appareil d'éclairage, comme je l'avais fait auparavant pour mes essais sur la solution de Knop.

Le tableau XVII nous donne le résultat obtenu avec KNO_3 et après insolation préalable des graines. Afin d'égaliser les conditions expérimentales de part et d'autre, j'ai fait tremper d'abord mes graines d'*Amarantus* dans l'eau distillée, avant de les soumettre à l'action de la lumière solaire.

Tableau XVII.

Expérience de germination sur des graines ayant subi à la fois l'insolation et un traitement chimique préalable.

Graines distribuées en deux catégories; les unes trempent dans l'eau distillée pendant 6 heures, les autres dans une solution de KNO_3 à la concentration de 1 mol.-gr.; elles sont lavées ensuite, séchées, elles sont enfin maintenues pendant 7 jours, les unes à la lumière, les autres à l'obscurité.

Après ce repos d'une semaine, toutes les graines sont mises à germer sur eau distillée; 100 graines par boîte de Petri; *in duplo*.

Eclairage: lampe Pope de 25 bougies.

Début de l'expérience: 3 octobre.

Température { 17°—25° C.
18°—26° C.
18,5°—26° C.

1er dénombrement:	5 octobre.	
2e „	5 „	, 4 h. de l'après-midi.
3e „	6 „	
4e „	7 „	
Fin de l'expérience:	9 „	

Numéro.	Graines trempées dans:	Eclairage préalable.	Graines germées après 2 j.		30 h.		3 j.		4 j.		Pourcent. moyen.
150 1ab	eau dist.	(Néant)	2	3	10	9	11	13	11	13	12
2ab	KNO_3 1 m.-g.	„	17	8	21	18	33	21	40	26	33
3ab	eau dist.	Lum. sol.	0	0	0	0	0	1	6	1	5
4ab	KNO_3 1 m.-g.	„	9	0	26	4	55	6	67	8	37,5

La divergence des chiffres obtenus respectivement pour les graines trempées préalablement dans l'eau distillée et dans la solution de KNO_3 est très nette, comme il fallait s'y attendre. Les coefficients correspondant aux graines préalablement insolées et celles qui n'ont pas subi cette influence, diffèrent au contraire bien peu l'un de l'autre. Il semble qu'une exposition à la lumière (diffuse), prolongée pendant une semaine, ne soit pas suffisante pour permettre à la lumière d'exercer, plus tard, une influence sensible. D'autres essais montreront que cette action peut devenir appréciable et démontrable, si l'on réalise, artificiellement, un éclairage continu.

L'expérience présente a été répétée sur des graines qui devaient nécessairement manifester les effets de l'action de la lumière, puisqu'elles avaient été soumises pendant beaucoup plus longtemps (52 jours) à la lumière du jour.

Tableau XVIII.

Graines soumises préalablement à l'action de la lumière et en même temps à un traitement chimique préalable.

Graines, exposées, pendant 52 jours, en exsiccateur, à la lumière (parfois en plein soleil).

Graines trempées ensuite, pendant 6 heures, les unes dans l'eau distillée, les autres dans une solution de KNO_3 à la concentration de 0,1 mol.-gr.; séchées, après cela, au soleil; exposées de nouveau, pendant la journée à la lumière du soleil, pendant la nuit à l'éclairage par une lampe Pope de 100 bougies. La

durée totale de la période d'éclairage, par la lumière naturelle et artificielle, fut de 3 fois 24 heures. — Graines mises, enfin, à germer sur eau distillée; 100 gr. par boîte à germination. — *In triplo.*

Eclairage: en thermostat; obscurité.
Température constante: 27° C.
Début de l'expérience: 10 octobre.
1er dénombrement: 12 „
2e „ 12 „
3e „ 15 „ (à midi).
4e „ 15 „
Fin de l'expérience: 18 „

Numéro.	Exposition préalable à la lumière.	Graines trempées dans:	Graines germées, après 2 j.				30 h.				3 j.				4 j.			
						% moy.				% moy.				% moy.				% moy.
54 1abc	52 jours	eau dist.	2	2	2	2	4	2	4	3	38	22	27	29	62	56	50	56
2abc	„	KNO_3 1 mol-.gr.	17	18	13	16	26	37	26	30	80	73	62	72	82	78	67	75

Le premier dénombrement (après 2 jours) nous montre déjà une divergence notable des deux coefficients; cette divergence atteint son maximum après 30 heures (3 % contre 30 %), et s'atténue dès le lendemain. Cette marche des phénomènes est identique à celle du tableau précédent.

A température constante KNO_3 exerce une influence stimulante sur la germination; on peut donc affirmer, désormais, que les oscillations de la température ne constituent pas un facteur essentiel de cette action stimulante, du moins chez l'*Amarantus caudatus;* c'est ce qu'avaient démontré déjà certaines expériences précédentes, sur la solution de Knop (Tableau XV), mais d'une façon beaucoup moins probante; la divergence observée entre les divers coefficients obtenus était beaucoup moins nette que dans le présent essai sur KNO_3.

Action stimulante des combinaisons organiques.

Les résultats obtenus jusqu'à présent ont montré dans quelle mesure les nitrates (et plus spécialement le nitrate de potassium) s'opposent à l'action inhibitrice de la lumière, chez l'*Amarantus caudatus*. Ces substances agissent, par conséquent, comme stimulant de la germination. J'ai fait l'expérience suivante dans le but de vérifier si certaines substances organiques azotées auraient la même influence.

Tableau XIX.

Expériences sur des amines et des alcaloïdes.

Les graines ont été trempées dans des solutions de ces substancus, pendant 2 fois 24 heures, puis lavées, séchées, et mises enfin à germer sur eau distillée; 100 graines par vase à germination. *In duplo*.

Début de l'expérience: 9 octobre.

Eclairage: lampe Pope de 25 bougies.

Température { 17°—28° C. / 18°—26° C. / 18°—29° C. }

1er dénombrement: 11 octobre.
2e „ 12 „
3e „ 13 „
Fin de l'expérience: 15 „

Numéro.	Graines trempées dans:	Substrat.	Graines germées, après 2 j.		3 j.		4 j.		Pourcent. moyen.
153 1ab	eau dist.	eau dist.	1	4	1	5	1	5	3
2ab	Pipéridine 0,1 m.	„	0	0	0	0	0	0	0
3ab	Asparagine 0,1 „	„	4	0	5	3	6	3	4,5
4ab	Urée 0,1 „	„	1	20	3	32	4	32	18
5ab	Urotropine 0,1 „	„	0	0	0	0	0	0	0
6ab	Caféine 0,05 „	„	0	1	0	2	0	3	1.5
7ab	Ethylènediam. hydr. 0,1 „	„	1	16	1	30	2	33	17,5
8ab	Sulfocyanate de K 0,4 „	„	62	63	81	76	83	80	81,5

Seul le sulfocyanate de potassium a stimulé la germination d'une manière importante. Des expériences ultérieures nous montreront si c'est à la concentration, utilisée dans le présent essai, que cette substance exerce son action maxima. Je reviendrai plus loin sur les résultats négatifs fournis par les alcaloïdes; je reparlerai aussi des essais que j'ai tentés sur des solutions plus concentrées de phosphates, de sulfates et de chlorures.

On verra plus loin que j'ai été amené à modifier plus tard la manière de procéder à l'éclairage ou à l'insolation préalable des graines, afin de faire ressortir encore plus la différence que l'on observe entre la germination sur eau distillée et celle que l'on obtient sur une solution saline.

L'asparagine et l'urée m'ont donné des résultats différents de ceux que j'attendais; de plus le sulfocyanate d'ammonium, contrairement à mon attente, s'est comporté autrement que le sel de potassium correspondant: ce dernier seul a agi en stimulant de la germination. Pour toutes ces raisons, j'ai opéré plusieurs autres essais encore sur ces divers sels, en utilisant des méthodes différentes; les résultats en furent toujours négatifs. Toutefois, afin d'être complet, j'en veux faire l'exposé; je ferai précéder celui-ci d'une description détaillée de mes expériences sur le sulfocyanate de potassium.

Action stimulante du sulfocyanate de potassium sur la germination.

Il est certainement intéressant de constater dans quelle large mesure le sulfocyanate de potassium agit comme stimulant de la germination, alors que tous les sulfocyanates sont reconnus en général comme substances toxiques. Le sulfocyanate ammonique, entre autres, a une action nuisible sur les plantes cultivées; on trouve le fait

mentionné par J. König (Botan. Jahresb., 1884), Krauch (Botan. Zentralbl. 1882), Klein (Botan. Jahresb. 1886) et d'autres auteurs. J'extrais d'expériences récentes, faites au laboratoire ou moi-même j'ai travaillé, les chiffres suivants:

Pisum sativum.

Substrat:			Germination;
NH_4CNS	0,1	mol.-gr.	0 %
„	0,01	„	67,9 %
KCNS	0,05	„	20,8 %
NH_4CNS	0,05	„	0,7 %

Le sulfocyanate d'ammonium, aux concentrations de 0,1 mol.-gr. et de 0,05 mol.-gr., tue pour ainsi dire toutes les graines de *Pisum;* le sulfocyanate potassique est un peu moins toxique.

Ce sont les mêmes effets toxiques que j'ai observés moi même sur les graines d'*Amarantus caudatus.* J'avais beau diminuer de plus en plus la concentration de la solution de KCNS qui imprégnait le papier à filtrer, la toxicité de ce sel continuait à se manifester par la mort de la radicule; celle-ci était tuée dès qu'elle apparaissait au dehors. Je ne suis arrivé à étudier les effets d'une solution très diluée de cette substance qu'en faisant tremper mes graines dans la dite solution et en les lavant ensuite.

Le tableau XIX montre le pourcentage élevé obtenu sur KCNS à la concentration de 0,4 mol.-gr. Avant de passer à l'examen de l'action qu'exercent les concentratinns élevées, j'ai voulu étudier tout d'abord l'influence stimulante des solutions diluées de KCNS sur la germination.

Tableau XX.

Essai de germination sur le sulfocyanate potassique.

J'ai fait tremper les graines, pendant 24 heures, dans des solutions de KCNS, à des concentrations diverses; je les ai ensuite lavées, puis mises à germer sur eau distillée.

Eclairage: lampe Pope de 25 bougies.
Début de l'expérience: 15 octobre.

Température { 18°—24° C.
18°—24° C.
19°—25° C.

1er dénombrement: 17 octobre.
2e „ 18 „
3e „ 20 „
Fin de l'expérience: 22 „

Numéro.	Graines trempées dans:	Mises à germer sur:	Graines germées après 2 j.		3 j.		5 j.		Pourcent. moyen.
156 1ab	eau dist.	eau dist.	20	40	40	50	42	51	*46,5*
2ab	KCNS 0,4 m.-g.	„	72	38	77	60	80	75	77,5
3ab	„ 0,2 „	„	47	41	60	53	65	55	60
4ab	„ 0,1 „	„	17	11	28	20	32	35	33,5
5ab	„ 0,05 „	„	27	26	47	38	52	45	48,5

Le fort pourcentage obtenu sur l'eau distillée (46,5 %) est une conséquence de la température élevée (tempér. maxim.: 25°); il devenait difficile, dans ces conditions, d'apprécier correctement de grandes différences entre les coefficients fournis par les différentes solutions; il fallait donc trouver le moyen de réduire au minimum le coefficient de germination de l'eau distillée, même à cette température élévée.

Un procédé était tout indiqué: l'action préalable sur les graines de la lumière; j'utilisai, pour ce faire, une lampe Pope de 100 bougies.

Tableau XXI.

Répétition de l'essai précédent, sur KCNS.

Graines trempées pendant 30 heures respectivement dans des solutions de KCNS à des concentrations différentes, et dans l'eau distillée; lavées ensuite, séchées et exposées à l'éclairage

continu d'une lampe Pope de 100 bougies pendant 2 fois 24 heures; mises à germer sur eau distillée.

Eclairage: lampe Pope de 25 bougies.

Température { 18°—24° C.
19°—27° C.
18,5°—26° C.

1er dénombrement: 21 octobre.
2e „ 22 „
3e „ 24 „
Fin de l'expérience: 26 „

Numéro.	Graines trempées dans:	Mises à germer sur:	Graines germées, après 2 j.		3 j.		5 j.		Pourcent. moyen.
159 1ab	eau dist.	eau dist.	7	2	14	12	17	15	16
2ab	KCNS 0,4 m.-g.	„	60	53	72	69	74	71	72,5
3ab	„ 0,2 „	„	40	43	53	53	56	61	58,5
4ab	„ 0,1 „	„	23	44	41	52	46	57	51,5

La divergence apparaît nettement, cette fois. entre les deux chiffres: 16 % pour l'eau distillée, 75 % pour KCNS à la concentration de 0,4 mol.-gr.; c'est à cette concentration que la solution de KCNS fournit, semble-il, son pourcentage maximum de germinations. Peut-être une exposition préalable des graines à l'action de la lumière, prolongée plus longtemps, aurait- elle donné une influence inhibitrice plus intense encore; c'est pourquoi je résolus de soumettre mes graines à cet éclairement préalable pendant 4 fois 24 h. au lieu de 2 fois.

Tableau XXII.

Répétition de l'expérience précédente sur KCNS.

Graines trempées pendant 3 fois 24 h. respectivement dans une solution de KCNS à la concentration de 0,4 mol.-gr., et dans l'eau distillée, lavées ensuite, puis soumises pendant 4 fois 24 h. à l'action de la lumière (lampe de 100 bougies); mises enfin à germer sur eau distillée.

Eclairage: lampe Pope de 25 bougies.
Début de l'expérience: 30 octobre.

Température { 19°—27° C.
17°—24° C.
17°—24° C.
16°—24° C.

1er dénombrement: 1 novembre.
2e „ 2 „
3e „ 3 „
4e „ 4 „
Fin de l'expérience: 7 „

Numéro.	Graines germées dans:	Mises a germer sur:	Graines germées, après 2 j.	3 j.	4 j.	5 j.	Pourcentage moyen.
162 1abc	eau dist.	eau dist.	0 0 0	2 3 0	3 3 0	3 3 1	2
2abc	KCNS 0,4 m.-g.	„	53 47 34	63 67 60	63 69 62	64 70 64	66

L'action stimulante de KCNS sur la germination est, cette fois, très nette: 60 % contre 2 % sur l'eau distillée. L'expérience qui suit ne fait que confirmer ce résultat.

Tableau XXIII.

Répétion de l'expérience précédente sur KCNS.

Graines trempées pendant 52 heures respectivement dans KCNS, à la concentration de 0,4 mol.-gr., et dans l'eau distillée; lavées ensuite, en eau courante, pendant 3 heures, séchées, puis exposées pendant 4 fois 24 heures à la lumière d'une lampe de 100 bougies; mises enfin à germer sur eau distillée. *In triplo.*

Début de l'expérience: 30 octobre.
1er dénombrement: 1 „
2e „ 2 „
3e „ 3 „
4e „ 4 „

Température { 19°—27° C.
17°—24° C.
17°—24° C.
16°—24° C.

Fin de l'expérience: 6 octobre.

Numéro.		Graines trempées dans:	Mises à germer sur:	Graines germées, après 2 j.			3 j.			4 j.			5 j.			Pourcentage moyen.
162	1ab	eau dist.	eau dist.	0	0	0	2	1	0	3	1	1	3	1	1	2
	2ab	KCNS 0.4 m.-g.	„	43	44	35	73	74	70	77	83	78	77	83	78	79

Même après un lavage prolongé des graines, l'action stimulante de KCNS est encore manifeste.

L'expérience suivante nous prouvera que l'influence exercée sur la germination par KCNS est du même ordre que celle de KNO_3.

Tableau XXIV.

Essais comparatifs de germination sur KCNS et sur KNO_3.

Graines trempées pendant 2 fois 24 h., les unes dans une solution de KCSN, à la concentration de 0,4 mol.-gr., les autres dans une solution de KNO_3 à 0,3 mol.-gr.; lavées ensuite, puis exposées pendant 5 jours à la lumière d'une lampe de 100 bougies; mises à germer sur eau distillée; 100 gr. par boîte de verre. *In triplo.*

Début de l'expérience: 9 novembre.

Eclairage: lampe Pope de 25 bougies.

Température { 17°—25° C.
16°—22° C.
17°—23° C.

1er dénombrement: 11 novembre.
2e „ 12 „
3e „ 15 „
Fin de l'expérience: 17 „

Numéro.	Graines trempées dans:	Mises à germer sur:	Graines germées, après 2 j.			3 j.			7 j.			Pourcentage moyen.
165 1abc	eau dist.	eau dist.	0	0	0	1	0	0	6	8	9	7
2abc	KCNS 0,4 m.-g.	„	21	10	18	62	40	53	72	89	73	78
3abc	KNO_3 0,3 „	„	5	11	1	48	38	37	83	79	65	76

Allure de la germination en présence de solutions relativement concentrées de KCNS.

Il ressort de tous les essais précédemment exposés que le pourcentage de germination maximum, obtenu pour la solution de KCNS à 0,4 mol.-gr., est de $\pm$ 80 %. On pouvait se demander, maintenant, si des solutions plus concentrées auraient fait monter encore ce coefficient, ou si dans ces conditions, au contraire, le sulfocyanate allait tuer les graines. Je fis donc tremper mes graines pendant plusieurs jours dans une solution relativement concentrée de KCNS; je les mis ensuite à germer à l'obscurité.

Tableau XXV.

Essai de germination sur KCNS, solution relativement concentrée.

Graines trempées, pendant une période de 1—8 jours, dans des solutions de KCNS aux concentrations de 1 mol.-gr. et de 2 mol.-gr., lavées ensuite simplement, mises à germer enfin sur eau distillée, en thermostat.

A l'obscurité.

Température: 27° C.

Début de l'expérience: 23 janvier 1919.

1er dénombrement: 25 „

2e „ 27 „

Fin de l'expérience: 30 „

Numéro.		Graines trempées dans:		Graines trempées pendant:	Graines germées, après 2 j.		4 j.		Pourcent. moyen.
181	1ab	KCNS	1 m.-g.	24 h.	57	44	75	81	78
	2ab	„	„	2 × 24 h.	49	52	65	62	63,5
	3ab	„	„	3 × 24 h.	37	31	54	52	53
	4ab	„	„	4 × 24 h.	24	23	41	47	44
	5ab	„	„	5 × 24 h.	28	24	43	39	41
	6ab	„	2 m.g.	4 × 24 h.	43	34	53	44	48,5
	7ab	„	„	5 × 24 h.	22	25	37	38	37,5
	8ab	„	„	6 × 24 h.	22	16	32	37	34,5
	9ab	„	„	7 × 24 h.	12	13	23	26	24,5
	10ab	„	„	8 × 24 h.	2	4	12	15	13,5

La divergence des pourcentages ne mérite d'être relevée qu'à partir du groupe 4ab; à partir du groupe 7ab la moitié des graines seulement germe; si les graines séjournent un peu longtemps dans la solution de sulfocyanate, l'action toxique et mortelle de ce sel se fait sentir encore plus visiblement: le groupe 10ab ne donne plus que 13,5 % de germinations. Ce résultat ne doit pas, néanmoins, être attribué uniquement à l'influence du sulfocyanate: il est très probable que la submersion prolongée étouffe les graines. Il semble en tout cas établi que le sel n'a pas pu pénétrer en excès à l'intérieur des graines: il lui faut pour cela un certain temps, de sorte que j'aurais pu, en toute sécurité, tremper mes graines dans une solution concentrée de sulfocyanate, et en étudier l'action stimulante sur la germination.

Le tableau suivant donne les résultats obtenus par cette méthode.

Tableau XXVI.

La même expérience, répétée à la lumière.

Graines trempées pendant 3 fois 24 heures dans une solution

de KCNS à la concentration de 0,4 mol.-gr.; lavées ensuite, puis exposées pendant 4 jours à l'action de la lumière (lampe de 100 bougies); mises à germer sur eau distillée.

Eclairage: lampe de 25 bougies.

Début de l'expérience: 26 janvier.

Température { 10°—18° C.
9°—19° C.

1er dénombrement: 30 janvier.
2e „ 1 février.
3e „ 3 „
Fin de l'expérience: 6 „

Numéro.	Graines trempées dans:	Graines germées, après 4 j.		6 j.		8 j.		Pourcent. moyen.
190 1ab	eau dist.	0	0	0	0	0	0	0
2ab	KCNS 0,5 m.-g.	43	49	60	62	60	62	61
3ab	„ 1 „	19	11	51	32	62	55	58,5
4ab	„ 2 „	20	12	37	29	54	40	47
5ab	„ 4 „	9	8	27	42	45	59	51,5

La température, plus basse que lors de l'essai précédent, a ralenti la germination, de sorte que le pourcentage maximum obtenu précédemment, (75 %), n'est plus atteint. Malgré cela, la moyenne générale des pourcentages observés aux diverses concentrations de la présente expérience se trouve être, à la fin de l'essai, à peu près identique. Au début de la germination, au contraire, la différence entre les deux expériences est frappante. Si l'on prend la moyenne de chaque groupe de deux boîtes, on obtien les chiffres suivants:

après 4 jours:

2 a b 46 %
3 a b 15 %
4 a b 16 %
5 a b 8.5 %

après 6 jours:

2 a b 61 %
3 a b 41.5 %
4 a b 33 %
5 a b 34.5 %

„ 8 „

2 a b 61 %
3 a b 58.5 %
4 a b 47 %
5 a b 51.5 %

La première série de chiffres (pourcentage au bout de 4 jours) indique que le traitement préalable par la solution à 0.5 mol.-gr. fournit un pourcentage de 46 %; les concentrations plus fortes donnent des coefficients de germination moins élevés (resp. 15 %, 16 % et 8,5 %).

Au bout de 6 jours, cette divergence s'est fort atténuée; elle disparaît à peu près complètement au bout du 8e jour.

On peut tirer, de ces constations, la conclusion suivante: sous l'influence d'une concentration plus forte, le sulfocyanate a pénétré à l'intérieur des graines en trop forte quantité; or la présence de ce sel, en excès, a une action défavorable sur la germination. Au bout de quelques jours, la diffusion, qui s'opère peu à peu, aura fait baisser la concentration intérieure du sulfocyanate, jusqu'au moment où il ne reste plus dans les tissus des graines qu'une quantité de ce sel exactement suffisante pour exercer son action stimulante normale sur la germination: dès lors, le pourcentage moyen remonte. C'est ce qu'indique la 3e série des chiffres-ci-dessus; de là aussi la similitude relative des chiffres obtenus à la fin des deux dernières expériences.

Pénétration du sulfocyanate potassique dans l'embryon.

Les expériences qui précèdent ont montré clairement que le sulfocyanate de potassium exerce une action stimulante sur la germination. Il faut, maintenant, se demander si ce sel a agi jusque sur l'embryon ou seulement sur le spermoderme. En effet Gassner déduit de ses expériences sur le Chloris ciliata (Zeitschr. f. Bot, VII, 1915) que le nitrate potassique — qui agit comme stimulant de la germination chez cette plante — ne parvient pas à atteindre l'embryon, grâce à la sémi-perméabilité des parois cellulaires du spermoderme.

La meilleure manière de trancher définitivement la question serait, évidemment, de débarrasser d'abord les graines de leur enveloppe, et de les traiter ensuite par la solution saline à étudier. Je ne suis malheureusement pas parvenu à dépouiller complètement les graines d'*Amarantus caudatus* de leur spermoderme, sans endommager du même coup l'embryon; je me suis donc vu obligé, pour démontrer la pénétration de KCNS dans les tissus de l'embryon, de recourir aux procédés de chimie macroscopique et microscopique.

J'ai donc fait tremper 200 graines, pendant 2 fois 24 heures, dans une solution de KCNS à la concentration de 0,4 mol.-gr.; je les ai lavées ensuite pendant environ 5 minutes; je les agitais énergiquement, pour ce faire, avec de l'eau, en rejetant chaque fois l'eau de lavage, jusqu'à ce que celle- ci ne donnât plus de coloration rouge par addition de $Fe\ Cl_3$; après avoir trituré les graines, j'y ajoutai 25 cent. cubes d'eau distillée. Lorsque toutes les particules solides se furent déposées au fond du vase, le liquide surnageant fut décanté. Une addition de 5 centim. cubes de $Fe\ Cl_3$ (à 5 %) colora nettement le liquide en rouge. Il est donc prouvé que le sulfocyanate potassique ne se laisse pas éliminer de la graine par un simple lavage.

Ce résultat serait-il obtenu par un lavage prolongé pendant plus longtemps, en soumettant p. ex. les graines à l'action d'un courant d'eau pendant plusiers heures?

Les tableaux XXVII et XXVIII nous donnent la réponse à cette question.

Tableau XXVII.

Essai sur des graines lavées à fond.

Graines trempées pendant 2 fois 24 heures dans une solution de KCNS à la concentration de 0,4 mol.-gr.; lavées ensuite pendant 5 heures dans un courant d'eau; puis soumises pendant 4 jours à l'action de la lumière (lampe de 100 bougies). Mises à germer, enfin, sur eau distillée.

Eclairage: lampe de 25 bougies.

Début de l'expérience: 26 janvier.

Température { 9°—19° C. / 10°—18° C. / 11°—20° C.

1er dénombrement: 20 janvier.
2e „ 1 février.
3e „ 3 „
Fin de l'expérience: 6 „

Numéro.	Graines trempées dans:	Lavage.	Graines germées après: 4 j.		6 j.		8 j.		Pourcent. moyen.
192 1ab	eau dist.	simple	0	0	0	0	0	0	0
2ab	KCNS 0,4 m.-g.	„	43	35	61	62	62	66	64
3ab	„	pend. 5 heures	12	13	36	32	42	32	37

Le lavage prolongé a réduit le pourcentage des germinations; malgré cela, on voit que tout le sulfocyanate n'a pas diffusé vers l'extérieur: il en est resté suffisamment à l'intérieur des graines pour faire valoir son action stimulante sur la germination. Un lavage, prolongé pendant un laps de temps encore plus long, ne parvient pas davan-

tage à éliminer tout le sulfocyanate qui a pénétré dans les graines; c'est ce qu'indique le tableau XXVIII.

Tableau XXVIII.

Le même essai, sur des des graines lavées à fond.

Graines trempées pendant 2 fois 24 heures dans une solution de KCNS, à la concentration de 0,4 mol.-gr.; lavées ensuite, pendant 3 fois 24 heures dans un courant d'eau; puis soumises pendant 5 fois 24 heures à l'action de la lumière (lampe de 100 bougies); mises enfin à germer, comme d'habitude, sur eau distillée.

Eclairage; lampe de 25 bougies.

Début de l'expérience: 13 février.

Température { 11°—23° C. / 13°—21° C. / 11°—23° C / 23°—27° C.

1er dénombrement: 27 février.
2e „ 19 „
3e „ 22 „
4e „ 27 „
Fin de l'expérience: 2 mars.

Numéro.	Graines trempées dans:	Lavage.	Graines germées, après 4 j.		6 j.		9 j.		14 j.		Pourcent. moyen.
195 1ab	eau dist.	—	0	0	0	0	0	1	0	1	0,5
2ab	KCNS 0,4 m.-g.	simple	33	40	50	53	59	60	59	60	59,5
3ab	„	3×24 heures	10	9	26	29	28	34	30	35	32,5

Cette fois encore le lavage simple donne un pourcentage plus élevé que le lavage par l'eau courante; il n'en est pas moins vrai que le chiffre obtenu après un lavage, prolongé pendant 3 fois 24 heures, manifeste encore visiblement l'influence stimulante du KCNS sur la germination. Il est clair que le sulfocyanate existe encore dans les graines et qu'on ne peut l'en expulser; il faut donc bien

admettre qu'il a pénétré, non seulement, dans le spermoderme, mais jusque dans les tissus de l'embryon.

Cette hypothèse est confirmée par l'examen microscopique; des coupes opérées dans des graines traitées comme ci-dessus par KCNS, se colorent en rouge par $Fe\ Cl_3$. Comme l'embryon est rouge par lui-même, on ne peut vérifier la réaction dans cette partie de la coupe; la réaction se produit, par contre, dans le spermoderme et dans l'endosperme. L'enveloppe de la graine n'est donc pas absolument imperméable chez l'*Amarantus caudatus* et le sulfocyanate doit pénétrer jusque dans l'embryon. Il en est probablement de même pour les autres sels.

Influence stimulante de l'acide nitrique sur la germination.

J'ai déclaré, dans mon introduction, que mes recherches relatives à l'action stimulante que peuvent exercer certaines substances sur la germination des graines de l'*Amarantus caudatus* ne s'étendraient pas aux acides, ces recherches n'intéressant, en principe, que les sels azotés.

J'ai voulu vérifier cependant, si HNO_3 (qui est lui-même une combinaison azotée) a réellement une action stimulante, alors que $H_2\ SO_4$ et HCl n'ont aucune influence sur la germination. C'est pourquoi j'ai fait un essai sur ces trois acides minéraux.

Tableau XXIX.

Expérience sur les acides.

Graines trempées, pendant 2 fois 24 heures dans HNO_3, H_2SO_4 ou HCl, à diverses concentrations; lavées ensuite pendant 4 fois 24 heures, puis soumises à l'action de la lumière (lampe de 100 bougies); mises enfin à germer sur eau distillée.

Eclairage: lampe de 25 bougies.
Début de l'expérience: 2 février.

Température { 11°—23° C.
13°—21° C.
11°—23° C.

1er dénombrement: 17 février.
2e „ 19 „
3e „ 22 „
Fin de l'expérience: 25 „

Numéro.	Graines trempées dans:			Graines germées aprés 6 j.		8 j.		9 j.		Pourcent moyen.
194 1ab	eau dist.			1	0	4	0	4	0	2
2ab	HNO_3	0,1	norm.	0	0	0	0	0	0	0
3ab	„	0,05	„	2	1	2	1	3	1	0
4ab	„	0,01	„	15	16	24	24	29	27	28
5ab	„	0,005	„	0	0	0	0	1	0	0,5
198 2ab	H_2SO_4	0,1	„	2	3	5	6	6	8	7
3ab	„	0,05	„	2	1	3	4	7	2	4,5
4ab	„	0,01	„	0	1	2	1	2	1	1,5
5ab	HCl	0,1	„	5	3	6	8	8	10	9
6ab	„	0,05	„	4	3	7	11	7	12	9,5
7ab	„	0,01	„	0	1	2	0	3	0	1,5

Conformément à mon attente HNO_3 seul a eu une action stimulante appréciable, notamment en solution $^1/_{100}$ normale (centinormale.)

Tableau XXX.

Le même essai, sur HNO_3, répété.

Graines trempées, lavées et soumises à l'action de la lumière, comme ci-dessus.

Début de l'expérience: 22 février.

Température { 13°—23° C.
13°—27° C.
23°—23° C.

1er dénombrement: 26 février.
2e „ 28 „
3e „ 1 mars.
Fin de l'expérience: 4 „

Numéro.	Graines trempées dans:	Graines germées, après 4 j.		6 j.		8 j.		Pourcent. moyen.
197 1ab	eau dist.	5	0	5	0	5	0	2,5
2ab	HNO_3 0,5 m.-g.	0	0	0	0	0	0	0
3ab	„ 0,1 „	1	0	5	3	5	4	4,5
4ab	„ 0,05 „	13	6	16	11	16	12	14
5ab	„ 0,01 „	13	20	19	25	20	27	23,5

Cette répétition de l'expérience prédédente confirme ses résultats: HNO_3 en solution centinormale stimule la germination, mais pas dans les mêmes proportions que KNO_3 ou KCNS.

Influence des sels minéraux en solution concentrée.

Le tableau XI enrégistre les résultats négatifs obtenus en utilisant comme substratum un sulfate et des chlorures. Ces sels n'exerceraient-ils pas, eux aussi, une influence stimulante sur la germination, si on les faisait agir en solution concentrée sur les graines, préalablement à la germination? Dans la négative, l'embryon est-il, oui ou non, tué par son séjour dans ces solutions?

J'ai fait des essais comparatifs sur ces sels, et sur un phosphate (Tabl. XXXI). Les graines ont été mises à la lumière; les deux premiers dénombrements des graines qui avaient germé dans ces conditions répondent ainsi à la première des deux questions ci-dessus: y a-t-il, oui ou non, une action stimulante? Je transportai alors les graines

à l'obscurité, afin de démontrer, par un 3e dénombrement, la toxicité éventuelle des solutions salines concentrées.

Tableau XXXI.

Essai sur les sels minéraux. Complément du tableau XI.
Graines trempées pendant 2 fois 24 heures. dans $(NH_4)^2SO^4$
$(NH_4)^3PO^4$
NaCl
KCl

lavées ensuite; exposées après cela à la lumière pendant 6 fois 24 heures (lampe de 100 bougies); mises à germer, à la manière habituelle, sur eau distillée, d'abord à la lumière (lampe de 25 bougies), puis à l'obscurité. *In duplo.*

Début de l'expérience: 21 janvier.
1er dénombrement: 24 „
2e „ 26 „
3e „ 27 „
Fin de l'expérience: 29 „

Numéro.	Graines trempées dans:			Graines germées, après 3 j.	4 j.				
				à la lumière.			à l'obscurité.		
						Pourc. moyen.			Pourc. moyen.
185 1ab	eau dist.			3 0	3 0	1,5	61	75	68
2ab	$(NH_4)_2SO_4$	1	m.-g.	0 0	0 0	0	58	70	64
3ab	„	0,5	„	0 4	0 4	2	76	71	73,5
4ab	$(NH_4)_3PO_4$	0,1	„	4 1	3 1	2	38	53	45,5
5ab	„	0,05	„	3 2	5 2	3,5	73	59	66
6ab	NaCl	1	„	1 0	2 1	1,5	61	52	56,5
7ab	„	0,05	„	0 0	0 0	0	57	66	61,5
8ab	KCl	0,05	„	1 0	1 0	0,5	50	45	47,5

Il ressort de ce tableau qu'un traitement préalable des graines par des solutions salines concentrées n'agit pas plus comme stimulant que l'emploi des solutions faibles.

L'embryon, cependant, n'à pas été tué; les chiffres fournis par le 3e dénombrement des graines germées à l'ombre indiquent un pourcentage normal, élevé.

Ce tableau permet, en outre, de constater une fois de plus, que les concentrations fortes ont une action inhibitrice sur la germination et peuvent même devenir nocives; cette toxicité relative s'observe principalement pour la solution de $(NH_4)_3PO_4$ à la concentration de 0,05 mol.-gr. et pour KCl. Les sels ont donc dû pénétrer jusque dans les tissus de l'embryon, comme nous l'avions constaté déjà dans notre essai sur KCNS.

Résultats négatifs obtenus pour les alcaloïdes et d'autres substances organiques.

Quoique mes essais sur les substances organiques n'aient révélé aucune influence stimulante de ces substances sur la germination (sauf pour KCNS), je veux les mentionner encore ici, afin d'être complet.

L'urée, même en solution concentrée, et utilisée en traitement préalable des graines, ne manifesta aucune action stimulante sur la germination. J'ai voulu vérifier si l'embryon n'était pas tué par cette substance; après avoir constaté que la germination à la lumière ne donnait rien, j'ai, dans ce but, placé mes graines à l'obscurité.

Tableau XXXII.

Essai sur l'urée.

Afin d'éviter une décomposition de l'urée, avec dégagement de NH_3, j'ai fait bouillir préalablement l'eau que je voulais utiliser pour préparer ma solution et les graines ne furent

maintenues dans cette solution que pendant 7 heures. Graines lavées ensuite; puis exposées, pendant 4 jours à la lumiére (lampe de 100 bougies); mises enfin à germer sur eau distillée.

Eclairage: lampe de 25 bougies; plus tard obscurité.

Début de l'expérience: 24 novembre.

Température { 13°—21° C.
13°—21° C.
14°—22° C.

Temp. const.: 27° (en thermostat).

1er dénombrement: 26 novembre.
2e „ 29 „
3e „ 1 décembre.
4e „ 3 „
Fin de l'expérience: 5 „

Numéro.	Graines trempées dans:	Graines germées, après						
		2 j.	5 j.	7 j.				
		à la lumière.				à l'obscurité.		
					% moy.			% moy.
171 1ab	eau dist.	0 0	0 0	0 0	0	75	60	62,5
2ab	Urée 1 m.-g.	0 0	1 0	1 1	1	55	64	59,5
3ab	„ 0,1 „	0 0	1 0	1 2	1,5	60	63	61,5

L'embryon n'a donc pas été tué.

J'ai repris ensuite cette même expérience sur des alcaloïdes et d'autres combinaisons organiques.

Tableau XXXIII.

Essai sur le sulfate d'asparagine.
„ de quinoline.
chlorhydrate d'aniline.
sulfocyanate ammonique.

Graines trempées, pendant 2 fois 24 heures, dans les solutions de ces substances; puis lavées; exposées ensuite à l'action de la lumière (lampe de 100 bougies); mises enfin à germer sur eau distillée. *In triplo.*

Eclairage: lampe de 25 bougies.
Début de l'expérience: 6 novembre.

Température { 17°—21° C.
17°—21° C.
16°—22° C.

1er dénombrement: 8 novembre.
2e „ 9 „
3e „ 11 „
Fin de l'expérience: 14 „

Numéro.	Graines trempées, dans:	Graines germées, après 2 j.	3 j.	6 j.	Pourcent. moyen.
164 1abc	eau dist.	0 0 0	0 5 0	2 7 0	3
2abc	Sulfate d'asp. 0,1	0 0 0	0 0 0	1 2 0	1
3abc	„ „ 0,05	0 0 0	0 0 0	0 0 4	1,3
4abc	Sulfate de quin. 0,1	2 1 1	3 2 3	9 7 11	9
5abc	„ „ 0,05	2 3 1	2 6 2	7 8 5	7
6abc	Chlorhydrate d'aniline 0,1	0 0 0	0 0 0	3 2 4	3
7abc	$(NH_4)CHS$ 0,1	0 0 0	0 1 0	4 6 5	5

On constate donc, comme précédemment, l'absence d'influence stimulante sur la germination, pour toutes ces substances.

L'ensemble des résultats obtenus se trouve résumé dans le tableau suivant.

Tableau XXXIV.

Résumé des résultats des tableaux XIX, XXXII et XXXIII; le présent tableau donne les coefficients de germination définitifs, constatés après le 4e et le 5e jour, et qui expriment la germination maxima observée.

Numéro.	Graines trempées, dans:	Graines germées après 4 jours.	Pourcent. moyen.
152 2ab	Chlorh. de pipéridine 0,1	5 5	5
153 2ab	„	0 0	0
152 5ab	Urotropine 0,1	0 0	0
153 5ab	„	0 0	0
153 3ab	Asparagine 0,1	6 3	4,5
164 2abc	Sulfate d'aspar. 0,1	1 2 0	1
152 6ab	Caféine 0,05	0 0	0
153 5ab	„	0 3	1,5
164 4abc	Sulfate de quinoline 0,1	9 7 11	9
164 6abc	Chlorhydr. d'aniline 0,1	0 0 0	0
164 7abc	Sulfocyanate ammon. 0,1	4 6 5	5
168 2ab	Eth. diamine	2 0	1

Ce résultat négatif est-il dû à l'action inhibitrice de la lumière? Ou bien l'embryon a-t-il été tué? Un essai de germination à l'obscurité peut seul résoudre ces questions; j'ai donc, pour y répondre, institué l'expérience suivante.

Tableau XXXV.

Germination en présence de bases.

Essai de germination à l'obscurité, en thermostat réglé à la température de 27°: c'est ce procédé opératoire qui donne régulièrement le plus haut pourcentage de graines germées.

Graines trempées, pendant 2 fois 24 heures, dans les solutions à étudier; lavées ensuite; puis mises à germer sur eau distillée.

Numéro.		Graines trempées dans:	Graines germées dans:		Pourcent. moyen.
184	1ab	eau dist.	82	78	80
	2ab	Chlorh. de pipéridine 0,1	73	69	71
	3ab	Urotropine 0,1	81	76	78,5
	4ab	Caféine 0,05	80	82	81
	5ab	Ethyl. diamine 0,1	79	85	83
	6ab	Sulfate d'asp. 0,1	60	70	65
	7ab	Asparagine 0,1	65	81	73
	8ab	Sulfate de quinoline 0,1	80	78	79
	9ab	Sulfocyanate amm. 0,1	70	82	76
	10ab	Chlorhydrate d'aniline 0,1	2	3	2,5

L'embryon n'a pas été tué par le séjour des graines dans ces solutions, à l'exception toutefois du chlorhydrate d'aniline. Ce dernier fait démontre, au surplus, que les solutions pénètrent jusque dans l'intérieur de la graine; j'étais donc fondé à affirmer, plus haut, que le spermoderme d'*Amarantus caudatus*, non seulement absorbe certaines substances, mais encore se laisser traverser par elles.

Les sels n'agissent par uniquement sur l'enveloppe de la graine, mais également sur l'embryon: dans le cas du chlorhydrate d'aniline, l'effet produit est l'intoxication et la mort de l'embryon; pour le sulfocyanate potassique, c'est une stimulation de la germination.

Récapitulation.

Je puis, en terminant, résumer l'ensemble de mes expériences dans les conclusions suivantes.

I. A la température de 15°—20° C., les graines d'*Amarantus caudatus* germent seulement à l'obscurité; au fur et à mesure que la température s'éleve, le nombre

de graines qui germent à la lumière augmente, de sorte qu'à partir d'une certaine température, les graines germent aussi bien à l'obscurité qu'à la lumière.

Pour des températures très voisines de la limite extrême (43°—45° C.), l'*Amarantus caudatus* germe exclusivement à la lumière: il est „photophile"; mais les plantules qui naissent dans ces conditions n'atteignent jamais leur complet développement.

II. La lumière a une influence inhibitrice sur la germination; outre cette influence, on peut observer encore les effets d'une action retardée de la lumière, d'une action qui ne se manifeste qu'après coup (post-action); ces effets se traduisent par un ralentissement (retard) de la germination.

III. L'action inhibitrice de la lumière peut être annihilée, non seulement par divers nitrates, mais aussi par le sulfocyanate potassique, à condition de ne pas dépasser la limite de toxicité.

IV. Une fois que le sulfocyanate a pénétré dans la graine, il n'est plus possible de l'en faire sortir complètement; la réaction que donnent les sels de fer démontre, au surplus, que la solution de sulfocyanate a diffusé à travers le spermoderme jusque dans l'intérieur de la graine; il faut en conclure que, chez *Amarantus caudatus*, l'accélération de la germination est dûe à l'action du sulfocyanate sur l'embryon lui-même.

V. L'action stimulante maxima du sulfocyanate sur la germination d'*Amarantus caudatus* s'obtient en faisant tremper les graines, pendant 2 fois 24 heures, dans une solution de ce sel, à la concentration de 0,4 mol.-gr.

VI. Ni l'asparagine ni l'urée n'exercent d'action stimulante sur la germination des graines d'*Amarantus caudatus*; ni l'une ni l'autre de ces deux substances n'est nuisible, cependant, si on les utilise à des concentrations faibles.

VII. Parmi les acides minéraux que j'ai expérimentés,

l'acide nitrique est le seul qui ait une action stimulante sur la germination; cette particularité provient de ce que cet acide est en même temps une combinaison azotée.

Travail du Laboratoire de Physiologie végétale
de l'Université d'Amsterdam. Mai 1920.

SOMMAIRE.

Dr. A. C. J. van Goor.	Zur Charakteristik einiger Coscinodiscineae. Mit 10 Textfig.	1
J. C. Costerus.	La structure de la fleur de Canna. Avec Tab. I	26
K. Wientjes.	Accélération de la germination sous l'influence des acides	33
E. C. van den Bos.	Action stimulante des sels arotés sur la germination de l'Amarantus caudatus	69

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais,

publié par

la Société botanique néerlandaise et les Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam, de Groningue et d'Utrecht et de l'Université technique de Delft,

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Éd. Verschaffelt, Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XVII. Livraison 3.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden, overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1920. — Groningue.

The influence of electrolytes on the tactical movements of Chlamydomonas variabilis Dangeard

by

C. SPRUIT P.P.zoon.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

PREFACE.

In my opinion, it is proved by the literature on the tactical movements of the unicellular organisms, how in physiology they have not been able to come into contact with chemistry and physics by a terminology of their own and a special method.

This investigation should be looked upon as an attempt to change this.

To begin with, it was necessary to find a sin table method. I think that the denoted way of working is a practical one. Moreover it can be proved by this investigation, that it is necessary to examine in detail the tactical phenomena.

There must not be put too great value on the contemplations which arose from the comparison of the phenomena investigated by me with *Chlamydomonas* and those, which occur in colloïd-chemistry.

To begin with the collected data are limited, though the number of experiments made amounts to two or three thousand.

DEC 13 1920

It is also very difficult to get a clear insight into colloïd-chemistry. Besides the fact that many phenomena of it have not yet been examined systematically, there is another great difficulty, namely the difference of opinion between the colloïd-chemici in very important problems. It is sufficient to read something of the chemistry of proteins to be convinced of this. As far as the conclusions are concerned, I believe not to have gone too far, however.

It will give rise to some astonishment, perhaps, that in this dissertation, is not said a word of the investigations of R. S. Lillie (1904 etc.). The cause of this lies in the fact, that I thought it impossible to compare Lillie's data directly with mine.

CHAPTER I.

Contemplations on Chemotaxis.

§ 1. *The chemotactical phenomena caused by stimulation.*

The occasion to this investigation was a study of literature and some provisional experiments on chemotaxis.

As a rule, people are of opinion, that chemotactic phenomena appear, when a substance that works attractive or repulsive, forms zones of diffusion.

Swimming on the organism continually comes in another medium, as the chemotacticum is not always present in the same concentration. It reacts upon this change of concentration and alters its direction of movement.

We must accept that the chemotacticum affects elements of the cell, either local or as a whole. Perhaps by this affection, perhaps by changes which closely depend on it, a stimulation is called forth, the consequence of which is that the motion is changed.

The real stimulation process is considered to exist in the taking up of the stimulus (the perception), the conducting of the stimulus and after that unknown actions which lead to the reaction. The reaction is the criterium by which we judge the chemotaxis. We must pay attention to the appearance of the reaction, as well as to its intensity.

That concentration of the chemotacticum which is able

to form with pure water such a diffusion-zone, that the object distinctly reacts upon it, is called the threshold for the chemotacticum.

When comparing the definition of the threshold for a chemotacticum with the way, in which a threshold is fixed with the phototropical experiments, one perceives, how unsuspecting one acts with the chemotactical experiments. It has been known for a long time, that to acquire a just visible phototropical curvation, the time during which the stimulus must act, is often much shorter, than the time necessary to bring about the further changes, which lead to the curvation. It is said that the time of presentation is shorter than the time of reaction, that the curvation is formed by an after action. The complications that crop up when one goes on stimulating till the reaction appears, are very hard to judge. One has to face so-called changes of „condition". The plants used for experiments grow continually more insensible during the stimulation that it is even possible, that the reaction changes of sign by this. Though it becomes more and more probable of late that these complications are not so incomprehensible, as they seemed before (Arisz, 1914), it is necessary to reckon with them. Supposing that with the chemotactical phenomena we have to do with processes, which may be compared to those of phototropism, it is clear, that in our experiments we do not observe the phenomena in their simplest forms. Pfeffer pointed to the possible connection between chemotactical phenomena and phototropical ones: „Überhaupt liegen hier analoge Beziehungen vor. Die in anderen Reizwirkungen, z.B. im Heliotropismus" (W. Pfeffer 1888, pag. 624).

They try to learn more about perception, by working with combinations of chemotactica. They think to find out by this whether the stimulation, exercised by the composing elements of the mixture are percipiated every

one by itself or as one stimulus. Is the first suggestion the case, then they speak of various stimuli, a stimulus for substance a and one for substance b, which have no influence on each other. They have understood the fact, that this can be concluded only, if first the threshold is fixed of the substances a and b, after that they are combined in such a way, that of substance a as well as of substance b a too small concentration is present to bring about a reaction by itself. (Pfeffer, 1888, Kniep, 1905). So it is the question whether we can call up the two different stimuli. In phototropism and geotropism we work in the same way if we will find out whether different stimuli can be called up there. They have even succeeded there in combining a grantational stimulus with a light-stimulus by a simple addition. In that case, however, other things have to be taken into account besides the threshold (C. E. B. Bremekamp, 1915). It has come to light that the time which elapses between the beginning of the stimulation and the reaction, even if we work with threshold-values is shorter with a geotropical process than with a phototropical process. They say that the reaction times are not the same. If both stimuli are applied in such an order, that for both the reaction should begin at the same moment, a simple addition takes place. When they had not yet paid attention to the reaction-times, it was accepted, as it was proved by Mrs. C. J. Rutten Pekelharing (1910), that a light-stimulus and a grantational-stimulus could not be simply called up.

The possibility is not excluded, that two chemotactical stimuli do not make their influence felt in the same short time. If so we have to face the same difficulties with the addition of them, as we have with the addition of light- and grantational-stimuli. Though it is a matter of course to suggest, that the reaction-times in our chemotactical experiments are very short, in principle it does not make

any difference with the case before mentioned, when those times are not the same.

Of course it is not possible to say before-hand whether the drawbacks mentioned exist.

---

§ 2. *The drawbacks which belong to the use of the capillary-method.*

The method, followed till now for the experiments on chemotaxis, exists in this, that we put a capillary tube with one open end and filled with the chemotacticum in a preparation, holding the organisms, whose conduct we will examine. We wait now about ten minutes and look after that whether the organisms react, by controlling where they are. The great advantage of this method is that Pfeffer derived it from nature; so we can accept, that it will be able, at any rate as far as the spermatozoa of ferns are concerned, to denote which chemotactica could act a part biologically. Moreover the method is very demonstrative.

In course of time they have required too much of the capillary method. The more they worked at chemotaxis, the more they perceived that they had to handle a very complicated phenomenon. Meanwhile the method remained the same. Yet it is easy to point out, that this has been a pity. We must acknowledge, that some authors have worked wonders with it (Pfeffer, Kniep, Shib'ata). Kniep has made very important discoveries with this method. Kusano changed it in such a way, that he was able to fix the threshold in a much more exact way.

From the publication by Kusano (1909) it appears, where the difficulties are, For qualitative purposes the method is very dangerous. Stange (1890) had worked with the same organism as Kusano, namely with the

swarmspores of *Aethalium septicum*. Stange declares that these are positively chemotactical as regards the following free acids: lactic acid, butyric acid, valeric acid, propronic acid, malic acid and tartaric acid. Kusano, on the other hand, thinks the swarmspores positively chemotactical for nearly all acids. He sees the explanation of these various results in the fact, that Stange used much narrower tubes than he did. To make this clear, he gives a list (page 38). Capillary tubes with a diameter of 10 to 240 μ were all filled with $^1/_{20}$ normal solution of monokalium phosfate and put into a preparation of *Aethalium* swarmspores. After 5 or 10 minutes in the tubes of 100 μ or still smaller diameter there was nothing or very little to be seen of a positive reaction, while in the wider tubes a distinct reaction could be seen. Knowing moreover, that Stange worked with capillary tubes, which had a diameter of 13—15 μ, we can easily understand the various results of Stange and Kusano. Remembering that, the bigger the diameter becomes, the more diffusion plays a part and that by this during the experiment the concentration of the chemotacticum in the capillary tube must really change, we shall see that also the defining of a threshold with the capillary method has great drawbacks.

Kusano, in his investigation, gives us a clear representation of this (page 69). He works as follows. By bringing the swarmspores into acid-solutions of various concentrations, he fixes the minimum-concentration of every acid, by which action all swarmspores immediately are at rest and contract themselves, in consequence of the injuring action of the acid. On page 60 we find a table of this. When comparing these concentrations to those of the acid-solutions, which he has to do in the capillary tubes to obtain a just visible accumulation at the mouth, it appears that these concentrations are far more injurious than the solutions of page 60.

He now changes the method and puts the object into the capillary tube, which is filled with distilled water and puts this under the cover-glass in a drop which consists of the acid-solution. When he states, that a swarmspore that will leave the capillary tube makes the 'motorreflex-movement' at the month (Kusano points out that his object reacts exclusively phobochemotactically like *Paramaecium*) the acid-solution under the cover-glass must possess a concentration, which corresponds to the threshold-value of that acid. Thus he finds the threshold-value for sulphuric acid to be $^1/_{20000}$ molair, for hydrochloric acid $^1/_{10000}$ molair, for tartaric acid $^1/_{8000}$—$^1/_{10000}$ molair, for malic acid $^1/_{4000}$—$^1/_{6000}$ molair and for acetic acid $^1/_{1000}$ molair. It is very peculiar how he himself speaks of his changed method or rather of the found threshold values: „We cannot yet by all means determine this critical concentration but we will satisfy ourselves in accepting the following method, which may give, at least in my case, more accurate result for our purpose than by the usual capillary method."

I, myself, too have tried to get an insight into the dimension of the threshold. My experiment-organism was *Chlamydomonas variabilis Dangeard*. It reacts positively to all acids, which I have examined (strong inorganic acids, phosphoric acid, carbonic acid, acetic acid, malic acid). Into the capillary tubes I put, for example, 0,1 normal acid. Before the mouth of the capillary tube, I got a ring-shaped accumilation. In a similar preparation, but without the organisms, the water was provided with a certain quantity of a methyl-red solution. By this it got a rather clear, orange-yellow colour. Under te influence of the acid, which diffused from the capillary tube, a red ring was formed before the opening of it. The place of thing ring coincided almost with the ring, which was formed by the organisms in the other preparation. The

optimal acid-concentration for *Chlamydomonas* must lie near the turning over of methylred. This takes place at a hydrion concentration of about 10^{-5}. So this solution contains about 0,00001 gram-ion of hydrions. From all this it appears with what minimum concentrations we have to work.

I can make clear in another way, that for *Chlamydomonas* the threshold value must be very small. When I put the *Algae* into a solution, the hydrion concentration of which was fixed in an electrometrical way, it became clear to me, that with a hydrion concentration of 10^{-5}, the organism did hardly move, that they no longer reacted on the light, neither to gravity. During experiments with a capillary tube, filled with acid and in which one gets a ring-shaped accumilation, the algae at the inside of the ring, are inclined to be at rest. The greater part in the middle and at the outside of the ring does not show this inclination. The state of things, which I find with a H-ion concentration of 10^{-5}, probably lies above the optimum. How these experiments took place, will be proved further on. We arrive at the conclusion, that *Chlamydomonas* must be susceptible to acid concentrations smaller than $^1/_{100000}$ gram-ion of H-ions per liter.

From the above-mentioned statements we can draw the conclusion that we must not expect from the capillary method:

1⁰. that it can provide us with useful definitions of the threshold-values.

2⁰. that with the qualitative examination as regards the chemotactical activity of solutions, a negative result actually denotes insensibility for the solution.

If we use the capillary method for biological investigations, I believe, that it is very suitable for those. Thus it is a matter of course that with biological questions (for instance with the fructification) so small a sensibility for

some material, that it cannot be proved by the capillary method, is of no importance whatever. To solve theoretical problems, however, it seems to me, to be fit only under very much reserve. I again point here to the difference between the sensibility to acids with Stange and with Kusano. Of course we cannot say with certainty, that Kusano is really right with his explanation of the difference; however it is very probable that he is correct. But it is very useful to see what result this inaccuracy has had with Stange. Of course Stange did not come to the conclusion, that it was the hydrions, that worked attractively, but that it must be the anions of the acids Kusano proves that the contrary is true.

Of course we arrive now at the question which ions act the greatest part in the various chemotactica. In this point there is a great deal of discordance I will not try to give a review of this. It seems to me, that the various authors are wrong in their opinions of the influence of the hydrions or the anions being thus predominant, that they are right to disregard the influence of the other ions. When perusing the various treatises one gets the impression, that every ion has its stare, though it is not always clear for a limited number of cases.

---

§ 3. *A colloïd-chemical conception of the influence of electrolytes with chemotactical phenomena.*

The drawbacks we have thus far been discussing, are such, that the possibility is not excluded that we have got a wrong idea of the influence of the chemotactica by a defective method. The older investigations gave a wrong impression of the active concentrations. Moreover the number of active solutions seems to be very limited for each object. The result of all this is, that as yet, they have never

compared the influence of the chemotactica with the action of electrolytes on colloïds. Now it is my intention to prove, that when studying chemotaxis we may not forbear to examine the colloïd-chemical phenomena.

The very first argument for colloïd-chemical opinion, is that one generally accepts, that the protoplasm is colloïdal. Then the suggestion follows that the influence of the chemotactica is a colloïd-chemical one. The active concentrations may be very small. When we find acid-concentrations of 0,0001 normal and still smaller chemotactically active on numerous organisms, we can best form an opinion of it, when we accept, that we have to do with phenomena from colloïdchemistry. A further argument might be found in the nature of the substances. It is known, that particular special ions often have a great influence on colloïds. That is the case with the hydrions and the hydroxylions. We have already seen, that the hydrion plays a great part in chemotaxis too, provided we may accept, that with the activity of acids the hydrion exercises the greatest influence. For the hydroxylions we can also find an example Shibata states, that the spermatozoa of *Isoëtas* are attracted by the hydroxylions. Besides these two ions there are a lot of others, which are very active sometimes. As regards these, however it is still more difficult to find conformities in colloïdchemistry and with the chemotaxis. This is brought about by the fact, that we cannot very well make out with what colloïds we have to compare the protoplasm. In colloïdchemistry we distinguish two large groups of colloïds. The suspensoïds are susceptible to very small quantities of neutral salts. The valence of the ions acts a great part; polyvalent ions have an immense effect. The suspensoïds are charged either positively or negatively. Especially ions with an antogonistic charge have a great influence on the statility; we cannot see much of the influence of the other ions.

For the greater part it is anorganic substances which in a colloïdal state, belong to the suspensoïds. The emulsoïds have absolutely different properties. Only very great saltconcentrations have an influence on the stability. The precipitation of these colloïds is called „salting out" anions and cations are both active. The valence of the ions does not act a great part, anions and cations can, as regards their influence, be put down in series (for the anions the series of Hofmeister). The charge of emulsoïds changes its sign if the solution is acid or alkaline. To the emulsoïds belong all sorts of organic substances for instance proteïns.

When we ask to which group the plasma-colloïds should be reckoned to belong, we cannot give a satisfactory answer to that. From the few things that have come to light in this respect, it appears, as if, for the greater part, we have to do with emulsoïds which, possess however, some properties of the suspensoïds. So with substances between emulsoïds and suspensoïds. The charge of the plasmacolloïds depends on the reaction of the surrounding fluid. Small salt concentrations have an influence. The valence of the ions too plays a part.

At present it is impossible to say, whether the reaction of phosphates or malates must be ascribed to the particular place, which these substances take up in the series of Hofmeister, or if we must pay a special attention to the polyvalence of the anion.

Still another argument in favour of the colloïd chemical opinion can be found. The publication of Kniep (1905) denotes by numerous examples, how the chemotactical influence of a salt can be changed through the presence of other salts. We find there that KCC and NH_4Cl can paralyze each others effect. The same with K_2SO_4 and $(NH_4)_2SO_4$. However the sulphates are unable to diminish the effect of the chlorides. Peculiar is the effect of the mixtures of KCC and $CaCl_2$. KCC has but little influence

on the effect of $CaCl_2$; on the other hand $CaCl_2$ has an enormous influence on KCC. $CaCl_2$ has no influence on K_2SO_4. It is clear that the valence and the sign of the ions defines their mutual influence. In calloïd chemistry we can find back a similar state of things. If we do not see any connection between the colloïdchemical phenomena and the chemotaxis we cannot but side with Kniep in his opinion, that the organism for different chemotactica holds different sensibilities unless one accepts that different chemotactica need a different reaction-time.

I believe that by this is sufficiently proved the right claim of a colloïd chemical treatment of the chemotactical phenomena.

If indeed colloïd chemical processes act such a great part with the chemotaxis, it is a matter of course to suggest, that there are no specific chemotactica. It is problable that all electrolytes exercise their influence, though those, called chemitactica, shall have a very great effect. Kniep's data agree with this opinion. So do his discoveries with *spirillum rubrum*. *Spirillum rubrum* did not react to nitrates. Meanwhile nitrates were able to diminish the effect of chlorides.

Starting from the opinion that there are no specific chemotactica, we begin with controlling the conduct of experiment-organisms towards solutions of electrolytes, which act on all sides. If we know all about this, we must try to make out, whether the conduct shows peculiarities towards the electrolytes, defined as chemotactica.

CHAPTER II.

Chlamydomonas variabilis Dangeard.

---

§ 1. *The culture-method used and the determination of the Alga obtained.*

For my experiments I used an unicellular motile Alga, *Chlamydomonas variabilis Dangeard.* For representatives of the *Chlamydomonas* and of some narrowly related Algae there is a suitable culture-method. The latter is stipulated by Jacobsen (1910) In a vessel of glass one puts some fibroïn in water. We moculate with a great quantity of good garden-ground. After bacteria have affected the fibroïn at first, the Alga gradually begins to develop itself. With a favourable course of events the whole fluid becomes green in course of time. If once a good culture has been obtained, we can soon acquire a new culture by inoculating in water with fibroïn and sterilized ground. After I had been using fibroïn for some time, I added, according to Buder's advice, dried white of eggs. By this the time, necessary to develop a culture, is considerably shortened. Sometimes we obtain very dense cultures, in other cases, however, it is much more difficult to have good material at our disposal. This is especially the case in autumn and in the beginning of winter.

Of all cultures a part was set aside and fixed with formaline. The determination of the material proved that I had been working almost exclusively with the same

species. A determination-table of Wille (1903) pointed out that I had to do with *Chlamydomonas variabilis Dangeard*. The description, which Dangeard gives of it (1898, page 135), and also his picture confirm this. The description and picture which Jacobsen gives of *Chlamydomonas variabilis* agreed less with it. Therefore it is well perhaps to give a short description of the Alga.

The swarmspores have a size up to 20 μ, as a rule the cell is cylindric-ovoïd. There are two cilia, which spring up at the base of a distinct wart. The eye-spot is disciform, and lies in the middle. Generally the chloroplast fills the whole cell. There are often many big granules of starch. A pyrenoid is not to be seen. Division stadia were often found. I did not find more than four daughtercells. The first division takes place transversely. Occasionally I found capulation stadia.

§ 2. *Some remarks on the nature of the reactions, which we observe with living beings.*

We will now speak about the various reactions, which *Chlamydomonas variabilis* can exercise. Especially we will pay attention to those reactions which were of great importance to my further experiments. Thus we are going to speak of the phototaxis, the geotaxis, the thigmotaxis, the chemotaxis and the aërotaxis.

Before beginning with this, however, it is necessary that we get a clear idea of the nature of these reactions. We might have to do with physical, chemical and with physiological processes. Among the physiological phenomena the reactions caused by stimulation take up a particular place.

These differences are not of a great value. In the first place it is impossible to draw a distinct line of demarca-

tion between pure physical or chemical processes and physiological phenomena. Most probably physiological phenomena are nothing but physical or chemical phenomena. This is sufficiently proved by the circumscription of the idea physiological process. It is used to denote, that, as yet we have not been able to reduce the process to a physical or chemical process, or rather, that it is not a *simple* physical or chemical phenomenon. When, besides with the more complicated, the physiological reactions of the living organisms we distinguish between actions caused by stimulation and processes with a different result, the difference is not very marked. Truly speaking, it is hardly possible to give a definition of a stimulation-process. It seems to one that this is chiefly caused by the fact that many so-called stimulations are complicated reactions. With a chemotactical reaction we have to do with a change of an existing motion. As regards geotropism and phototropism we have to do with reactions of growing, that are altered under the influence of one-sided geotropical and phototropical stimuli. When we do not look upon these reactions, we receive a very complicated representation of them. Though we have no definition of a stimulation, yet we are convinced of the existence of it, when a connection is noticed between stimulus and reaction, which reminds us of the relation, stated by Weber's law, for stimulations from the physiology of animals and the experimental psychology. Also the inversion of the reaction by an increase of the stimulus would be characteristic of stimulation-processes.

I think it better not to set too much value on both peculiarities, which can arise during stimulations. Weber's law concerning phenomena from plantphysiology, as far as it has been examined, goes into circumstances which do not differ too much. Besides this, the connection, stated by this law, needs not at all point to a physiological

or psychological process, at any rate not when the connection only exists in some degree.

Also the meaning of the inversion of the reaction is entirely unknown to us. It is sufficiently clear that the term stimulation is very vague.

The terms physical process, chemical process, physiological process and stimulation-process are not suitable to keep the various phenomena of apart.

---

§ 3. *The Geotaxis of Chlamydomonas.*

There is not much literature, treating of geotaxis. The negative geotaxis of *Paramaecium* is well-known, owing to Jennings' book. It is easy for every-body to observe, that *Paramaecium* swims upwards in a tube with pure water, often many decimeters without getting disturbed or to rest for a little while. Of the geotaxis of *Chlamydomonas pulvisculus* we can read in Schwartz (1884, page 51). What is told there is not very convincing. The greater part of the experiments are done in wet sand. In water the phenomena are not very distinct. If we mix wet sand with water, which holds *Chlamydomonas* and let this stand for a time (for instance during six hours) in the dark, so we see that many Algae have come above the sand. Schwartz concludes that we have to do with negative geotaxis and bases his conclusion upon the fact that under the influence of slight and avarage centrifugal forces, *Chlamydomonas pulvisculus* behaves itself as towards the gravitation, and that when the acceleration of the centrifugal force becomes greater than $8^1/_2 \times$ g., the object, under the influence of that force turns its motion.

Then we find something about *Chlamydomonas pulvisculus* in Massart (1891, page 148). He, too, concludes that *Chlamydomonas pulvisculus* is negative geotactical

in the dark. There is always a part of the organisms that does not mount in the vertical tube. These individuals hardly more. With Massart the experiment generally takes an hour.

We also find something of geotaxis of *Chlamydomonas pulvisculus* with P. Jansen (1893, page 428). He, too, finds that the object is negative geotactical; that we have to do the experiments in a tube, no longer than about four centimeters and that often individuals are found, which sink down to the bottom, apparently passive.

From all this we see, that the individuals of *Chlamydomonas pulvisculus* did not react so very nicely in the state, in which the examiners quoted, use them.

With *Chlamydomonas variabilis Dangeard* I noticed a very distinct motion towards the bottom of the vessel. Within ten minutes all the organisms had reached the bottom. In the dark the phenomenon, as a rule, took place in the same way. In some cases the experiment did not succeed in the dark. Whether this was a consequence of the sudden change light-dark, I cannot judge. It is not so easy to find out that here we have to do with positive geotaxis; as the Algae react at the same time negatively phototactically. In bright light we get by the two movements, when we put the algae into distilled water, into a thin glass tube placed vertically, a dense green stripe on the shadow-side, which sinks to the bottom comparatively fast (see fig. 1 B. and C). With a weak objective we can follow the motion of the algae with a microscope. Then it seems that *Chlamydomonas* moves downwards absolutely passive, that means we see the organisms swim forwards, backwards, downwards and upwards. When working in very weak white light or in red light, we perceive, that the general direction of the movements is downwards. I speak of a positive geotaxis, but will only say, that *Chlamydomonas variabilis* moves

actively downwards under the influence of the gravitation. The fact that in strong light, we get the impression of a passive motion, is caused by the negative phototaxis. By this the objects always remain near the glass wall. Under the influence of the phototaxis, the geotaxis and of the impediment of the glass, the direction of the movements becomes rather irregular.

---

§ 4. *Electrolytes can prevent the reaction to gravity.*

I have been astonished at the fact, that I did not find anywhere a word about this positive geotaxis of *Chlamydomonas* and think this is caused by the circumstance, that this property only crops up, when the fluid is neutral and there is not too much salt in the solution. In distilled water the phenomenon has a splendid course. At last the organisms form green grounds on the bottom of the tube (see fig. 1 C. page 34). I used for these experiments narrow glass tubes, which were tapering at the bottom and had been closed by melting. So the grounds could be seen very distinctly, it made the impression of a settled precipitation (see fig. 1 C. page 34). With the microscope we could notice that the movement had not at all stopped, the algae continued very movable and swarmed in the point of the tube. If we put the tube with the settled algae in the dark and if we let this stand for half an hour or an hour, then we perceive, that the sediment has been enlarged, in course of time the algae spread diffusely in the lower part of the tube.

Led on by statements in literature, I thought, that this diffusely spreading might have something to do with want of oxygen or with aërotaxis. In stead of common distilled water, I now used boiled out, distilled water. If the want of oxygen played a part, the moving downwards should,

at least, not go smooth. Meanwhile it was of no use at all. The only thing we could think of then, was the increase of carbonic acid in the fluid, in consequence of the respiration, while assimilation of CO_2 was excluded. So I added to the water small quantities of aerated water, from which the excess of CO_2 had disappeared. It was proved that the quantity of carbonic acid could cause the algae to move downwards no longer. (See fig. 1D, pag. 34). We might suppose perhaps, that the salts from the aerated water, might be the cause of this phenomenon (aerated water is prepared from tapwater). This cannot be the case, however, since the algae in tapwater behave in about the same way as in distilled water; at any rate they give there a splendid show of the moving downwards. Further on I saw, that all sorts of acids are capable of annulling the positive geotaxis, moreover diluted bases and all kinds of salts which were active however in a somewhat higher concentration.

With the microscope can be observed, that the motility of the algae has greatly diminished, when they move downwards any longer.

I got the impression that the change motile—immotile does not crop up all of a sudden, that on the contrary the decrease of the motility gradually changes with the increase of the concentration. Meanwhile this cannot be stated with certainty, since complications act, which will be discussed more in detail further on. (See Chapter IV, § 7). When examining with the microscope transition states in a weak white or red light, then the direction of the movements for the various individuals of a preparation is different. The number of those that swim upwards is probably rather great. There often takes place an accumulation in the upper layer of the fluid. Whether this is perhaps an indication of negative geotaxis, I dare not decide. It is remarkable, that with phototaxis, similar

strange phenomena can be observed in the transition state of negative phototaxis to insensibility as regards light.

§ 5. *The Phototaxis of Chlamydomonas.*

Of late there appeared a publication of Buder (1917), in which there is said a good deal of *Chlamydomonas variabilis*. The data, which can be found there about the phototactical movements of this Alga, coincide absolutely with what I observed of it. In distilled water and solutions in which there is not too much acid, base or salt *Chlamydomonas* reacts negatively to the light. Buder observed that the Alga did not always react with the same certainty. For the case, in which the reaction did not run very smooth, he used the term "Streuung".

I have found that "Streuung" takes place when acid, base or salt is added to the water. This goes so far, that the sensibility to light absolutely disappears. Just as with the geotaxis this is accompanied by a strongly diminished motility. The concentration necessary to cause, that the object no longer reacts to the light, well nigh corresponds to the concentration, that annuls the geotaxis. Besides the fact that the Alga reacts negatively phototactically the object can also be positively phototactical. I am unable to call up this situation arbitrarily. However I can assure, that the positive phototaxis only occurs in the transition-case of negatively phototactical to unsusceptible to light. In the cultures we very often meet with this state of things and sometimes some days at a stretch in the same culture. Before that time the organisms react negatively to the light after that they can become unsensible to light. It is a matter of fact that want of oxygen is not able to bring about the positive phototaxis.

§ 6. *Thigmotactical phenomena.*

Under special circumstances *Chlamydomonas variabilis Dangeard* has a strong inclination to attach itself to the glass wall with the cilia. (See fig. 1. A). This phenomenon is seen with many unicellular organisms. An easy object, to learn a little more about it, we find in *Paramaecium* (Jennings 1914, page 87). The sticking takes place with this Protozoön at the close of a number of changes of movement. The animal swims up against a firm object, makes the motor-reflex movement, now swims up against it with a diminished rapidity and stops its motion against the object, while it sticks to it with some cilia. The whole phenomenon is sometimes called thigmotaxis. With *Chlamydomonas*, I was able to observe, of the whole number of phenomena, only that the Alga attached itself. Probably this takes place at the ends of the cilia. After the attaching the motility needs not to stop. With individuals, that still move, after they are attached, we can observe, that the space in which the body moves, is much greater than the volume of it, from which we may conclude, that the object is not attached with any part of the surface of the body, but with one or with both the cilia. The movement to and fro, which can be made yet, proves, that the cilia still move. It is probable that the attaching takes place at the ends of the cilia.

In this attaching I think to see a pure physico-chemical process. Small particles of dead matter can also stick to the wall of the vessel under some circumstances. Perrin (1914. page 139) made use of this, to count the number in a suspension of particles of catgum. To this purpose he added to the water a small quantity of acid. Every particle, that was driven against the side by the Brown movement, stuck there. In colloïd chemistry too the phenomenon of sticking is known; there the term "sticking-

chance" is used and it is thought that this sticking-chance is closely connected with the electric charge. The sticking of *Paramaecium* is promoted for a good deal by a rather high .concentration of carbonic acid of the medium, *Chlamydomonas* too can attach itself very well in very weak acid solutions. Before the concentration runs so high that the motility has diminished a great deal, there is found with numerous acids a region of concentrations where the inclination to go on sticking is very strong. The reaction on the light is very well executed then, besides the motility is great enough to react to gravity. The fact that no sinking takes place in the meantime is caused by the algae get attached when in contact with the glass. In those circumstances we get to see a green stripe, which does not sink to the bottom. (See fig. 1 A, pag. 34). This phenomenon appeared very nice in my experiments, when I worked with solutions of potassium salphate, made sour by small quantities of sulphuric acid. In solutions of known composition I never found the inclination to stick with a distinct alkaline reaction.

In the cultures of *Chlamydomonas* too the inclination to stick often appears. For days the culture-fluid can possess the composition fit for that. I have been unable to make out whether in such a period the culture-fluid was also slightly acid. This is caused by the presence of all sorts of substances in the culture-fluid, which cause that the hydrion concentration of it electrometrically cannot be easily defined. How great the sticking-force is may appear from the information, that often the attaching we can suck away the culture-fluid with a pipette without the algae being taken along by the fluid. I will just draw the attention that the before-mentioned state of the algae only appears with concentrations, which come very close to the concentrations, that make the mobility stop; we always are then just before the line of

demarcation of negatively phototactical to unsensible to light and of positively geotactical to unsensible to gravity.

Besides the fact that the individuals of *Chlamydomonas* stick to the glass side with the cilia, it can also occur, that the cilia of various individuals are attached to one another. Under the microscope we often see algae that stick to each other in this way. With the experiments on the reaction to gravity this mutual sticking together was often so general, that it became with the naked eye visible. In the green stripe which was formed under the influence of the light on the shady side of the tubes, we saw then dense green spots, which moved down much more quickly than the rest of the stripe. With the microscope it could be seen, that the green spots consisted of aggregations of the algae.

---

§ 7. *The Chemotaxis and Aërotaxis of Chlamydomonas.*

With the help of the capillary-method I found the Alga positively chemotactical for all sorts of acids (inorganic acids, carbonic acid, acetic acid, malic acid, phosphoric acid), and positively chemotactical for acid and alkaline phosfates; not for malates, To alkaline solutions the algae reacted exclusively negatively.

Again and again we find in literature statements about complications with the reactions of *Chlamydomonas* which are ascribed to positive chemotaxis to the oxygen of the air (aërotaxis). I tried to make out, whether we may ascribe to *Chlamydomonas* aërotactical sensibleness. For this we must try the method whether we can get an „oxygen-line" under the cover-glass, according to Engelman's data (1881). Since however, we have to do here with a green Alga, that assimilates carbonic acid in the

light and consequently secerns oxygen I worked in the dark. Indeed, then was formed after some time a splendid „oxygen-line" by *Chlamydomonas*. Owing to my experiences with the indifferent conduct of the Alga with geotaxis with regard to boiled out water, I was not quite convinced. I have always doubted the fact that the „oxygen-line", which form Bacteria and Protozoa under a coverglass, should be caused by want of oxygen. When examining more closely the circumstances, under wich the line is formed, we must confess, that there is not only a diminishing of the oxygen but that continually other substances must change their concentration.

Especially the carbonic acid might play a great part, as the disappearance of oxygen must coincide with the formation of carbonic acid. The same observation is made by Pringsheim (1912, page 275), I tried to prove that the carbonic acid played a great, if not the only part in the formation of oxygen-lines. To that purpose I made culturus of *Spirillum* species I took a drop of the culture-fluid, covered this with a cover-glas, that was on one side a little further away from the object-glass by a wire of platina and let this preparation stand for some time. After a clear line had been formed, composed of the greater part of the Bacteria, the object-glass with the preparation was turned upside down and used as a lid for a little glass room; with a couple of rubberrings and a little vaseline the lid was shut air-tight. Through the little room gas could be conducted. At my disposal I had carbonic acid, oxygen and nitrogen. The carbonic acid was prepared in an apparatus of Kipp out of marble and hydrochloric acid, the oxygen came from a bombe. The nitrogen was obtained from nitrite. As far as necessary the gasses were purified by washing with the required reagentia, Only with carbonic acid I found it possible to get motion in the line formed by the bacteria.

Was carbonic acid led through, then the line changed its place to the middle of the preparation, was soon after that air or another gas led through again (oxygen or nitrogen), then the line removed to the outside. In some cases I succeeded three times at a stretch with the same preparation to remove the line to the inside and then again to the outside. This removing took place very quickly.

These experiments were done with *Spirillum* species. With *Bacillus butyricus* it was impossible to effect a distinct removing of a once formed oxygen-line under the influence of carbonic acid. I will not make use of the negative result of the experiments with *Bacillus butyricus* to ascribe to these organisms a different conduct towards carbonic acid from *Spirillum*. We should remember that the experiment in a little glass room was more intricate, than it looked perhaps. We have to do with the loss and the taking up of gases by the culture-fluid. These processes are rather complicated. The experiment with *Bacillus butyricus* is made more difficult by the fact that these latter bring butyric acid into the culture-fluid. It will be understood that the presence of this acid can have a great influence on the effect of the carbonic acid on the place of the bacteria-line.

Meanwhile I am of opinion that the experiments with *Spirillum* prove, that for this organism at any rate, the existence of airotaxis is very improbable.

By the data I obtained about the geotaxis, the phototaxis and the inclination to stick fast of *Chlamydomonas*, it is proved how much these phenomena are influenced in a corresponding way by the quantities of electrolytes resolved in the surrounding fluid. Especially the sticking on the glass side and the positive phototaxis, which both occur with high concentrations of electrolytes, though those concentrations are not so high to bring about

immovability, show, that we see an important phenomenon in the influence of the electrolyt-concentration of the milieu on the motility. We can conclude with certainty, that here an injurious action does not play a predominant part.

CHAPTER III.

The systematic investigation of the influence of electrolytes on the motility of Chlamydomonas variabilis Dangeard.

§ 1. *The judgment on the motility of the organisms.*

In the preceding chapter we have seen that the electrolyt-concentration of the watery medium, in which *Chlamydomonas* is, is of a very great influence on its activity, i. e. the power to react to light, gravity, chemotactica and contact.

To learn a little more about this influence of the electrolyt-concentration, it seemed desirable to me to follow systematically the motility of *Chlamydomonas* in solutions of electrolytes. This has chiefly been the aim of my experiments.

Firstly we tried to find a method to observe the influence of the concentration of electrolytes in an easy, if possible macroscopic way. The motility of the cilia gradually diminishes with the increase of the concentration of the solution. To express the grade of motility for every case, by a number did not seem easy to me. Meanwhile it was very simple to observe two states of motility, namely such a motility, that the reactions on the light, to gravity etc., could be distinctly observed and a state of immotility or a thus diminished motility, that these reactions were no longer carried out. We are now looking for the concen-

tration in which the reaction can yet clearly be observed and the concentration, in which there is no question of a distinct reaction. Between these two limiting concentrations there is one, denoting the point, on which, theoretically the transition from one state of motility to the other must take place. We call this concentration the critical transition concentration or the critical concentration. It is calculated from the limiting concentrations. All concentrations, which are between the limiting concentrations we call transition concentrations. Whether for the stating of the limiting concentrations we make use of the reaction to gravity, on the light or on chematactica does not matter practically. The reaction to gravity can easily be observed macroscopically. By a sufficient motility there is soon formed a distinct amassing of the Alga on the bottom of the vessel. As limiting concentrations we now adopted the concentration, with which again exactly a distinct amassing took place in the lower layers of the fluid, (See fig. 1 B and C, page 34). and the concentration, in which no amassing took place any longer. (See fig. 1 D, page 34). It was supposed that with the critical transition-concentration the state of motility was always the same.

---

§ 2. *Precautions, in order that the differences observed can be exclusively attributed to the changed quantities of electrolytes.*

We must take care that the circumstances under which the experiment takes place are such, that the differences which are observed, can be ascribed exclusively to the different concentration of electrolytes. We must pay attention to the temperature and strength of the light,

but besides this, it is desirable to work with glass vessels, which have always the same diameter. With experiments, that took place six-fold, it struck me that a difference in diametre of the tubes gave rise to deviating results. I worked with narrow glass tubes, tapering at the bottom and shutted there by melting. (See fig. 1, pag. 34), By observing that the various tubes were filled alike, when they contained the same quantity of fluid, I had a guarantee, that the diametre had the required size.

It is not probable that the temperature has a great influence on this phenomenon we are studying.

When still engaged with preliminary experiments on the various reactions of *Chlamydomonas*, I controlled the influence of the temperature. By means of tapwater, saturated with carbonic acid, I obtained by a mixing up with boiled out tapwater solutions, which changed regularly, as far as the concentration of carbonic acid, was concerned. In the way, which was also applied later on I examined the motility of the Alga to the reaction to gravity and so it was possible to state the limiting concentrations for the carbonic acid solutions. The experiments were done by 25° C. and by about 0° C., to obtain the latter temperature, the tubes, in which the reaction was to take place, were steeped in ice-water. For the low temperature the same limiting concentrations were found as for 25° C.

It was observed that with the low temperature the algae do not attach themselves in the same solutions in which they did it very fine by 25° C. I am of opinion that my preliminary experiment proves sufficiently, that the influence of the temperature on the motility of *Chlamydomonas* in solutions of electrolytes is not great. This opinion is the same as Voegler's (1891) or the influence of the temperature on the value for the threshold of chemitactica for spermatozoa of *Dicksonia antarctica*.

Between 14° C. and 28° C. the threshold-value remained unchanged.

Since the results of my further experiments denote a clear agreement between the phenomena which I studied of *Chlamydomonas* and the flocculation and solution of colloïds, it is of importance to point to the fact, that for instance the influence of the temperature on the stability of suspensoïds is of little importance (Freundlich, page 368). The temperature, in which my experiments were done, changed between 14° C.—28° C. The temperature was always noted down. For all experiments with the same salt the temperature varied much less. It was for my statements with KNO_3 20.5° C.—24° C. In the beginning it seemed better to do the experiments in the dark. Possible changes under the influence of a changed strength of light would then be excluded. Very soon it was proved, however that is was not desirable, to experiment in the dark. So it struck me directly, that the conduct of the Alga in distilled water in the dark, was very uncertain. Sometimes in this milieu the sinking took place in a splendid way; in other cases it might happen however, that the reaction to gravity, under those circumstances, did not appear at all in distilled water.

Meanwhile we must not forget, that we must always expect a change of the concentration of carbonic acid during the experiment. In diffuse daylight we find as well assimilation of carbonic acid as respiration, by which the concentration can diminish, increase or remain unchanged. In the dark an increase of the concentration of carbonic acid can only take place under the influence of the respiration. Now it can be derived from the graphic representations which shall be given later on, that the conduct in distilled water by the addition of small quantities of acid is changed considerably.

However the increase of the concentration of carbonic

acid cannot alone be responsible for the uncertain conduct of the Alga in the dark. In the first place the experiment takes but little time (ten minutes). Moreover this can be seen from the following example: For solutions which contain besides 0,00010 n. KOH also KNO_3, one day the limiting concentrations of the KNO_3 were stated for objects from a definite culture. The limiting concentrations were 0,08 n. KNO_3 and 0,09 n. KNO_3.

The next day the same limiting concentrations were stated with algae from the same culture for solutions, which contain besides 0,00010 n. KOH, KNO_3.

It appeared now, that even in 0,005 n. KNO_3, could not be observed a reaction to gravity. Other experiments too from the series of the preceding day were then repeated and the conduct of the Alga was entirely changed.

After the drawbacks of working in the dark had thus distinctly come to light, I examined whether in the light were obtained less irregular results. This proved indeed to be the case. As far as I worked with algae from the same culture, I have, with my experiments in the light, never observed anything of similar sudden changes. The tubes were thus placed, that they were exposed to one-sided diffuse day-light. Naturally the strength of the light was rather different.

---

§ 3. *In which manner the algae were brought into the solutions of electrolytes.*

We have now found a suitable method to judge of the motility. Before, however, we can go further and can examine the influence of various solutions, a means must be sought, with which we can transport the algae, free from bymixtures and together with as little fluid as pos-

sible, in the solutions, of which we will examine the influence. This transporting of the algae is very easy, when we take advantage of the inclination to attaching and the reaction to gravity. The inclination to sticking to the side was very great in cultures, in which the object was present in a sufficient number.

The tubes were filled with the culture-fluid by means of a pipette. Now I let them stand upright for about ten minutes, exposed to one-sided diffuse day-light. Under the influence of the light the algae moved to one side of the glass tube, where they attached thimselves (see 1. A). After ten minutes the culture-fluid was sucked away with a pipette. The algae remained fixed to the side. As there always remained behind something of the culture-fluid to the sides of the tube, I washed with a definite quantity of distilled water. After this water had been put into the tubes the algae were shaked with it. After that the tubes were placed vertically again. The inclination to sticking had now disappeared, but the reaction to gravity took care, that in a short time all algae were closely amassed on the bottom of the tube (see 1. B. and C.). By means of a pipette the above washing-fluid could be easely taken away. The staying for a short time in distilled water was of no influence on the sensibility of the algae for the solutions. Only when the staying in it lasted longer than half an hour, I could perceive, that the algae could bear a smaller concentration. After these preparations the tubes were filled with the solutions, the influence of it had to be controlled. 0,6 cM^3 of these solutions was brought to the organisms. By using more or less of culture-fluid for the filling of the tubes, the number of the algae that partook of each experiment, could be taken the same to the eye.

---

§ 4. *The mutual proportion of the different ions, which are present in the fluids and the use of the solutions in series.*

The elements of the solutions deserve a further discussion. In the preceding chapter we have seen, that small quantities acid or base and solutions of neutral salts in a somewhat greater concentration have an influence on the motility of the Alga. The electrolytes are divided into ions for a great part in weak watery solutions. It is a matter of course to suggest, that the influence, exercised by the electrolytes, is excercised by the presence of the ions. In every watery solution are, besides the ions of the dissolved substance, also hydrions and hydroxylions, since the water has always been for a small part dissociated into H-ions and OH-ions. In really neutral solutions the number of H-ions and the number of OH-ions is equally great. However small quantities of carbonic acid, which easily dissolves in water, are the cause, that it is very difficult to obtain that the number of H-ions and of OH-ions is equally great in a solution. Moreover the quantity of dissolved carbonic acid is sometimes greater and then again smaller. The result of this is that the water, with which we make our solutions does not contain a definite concentration of H-ions and OH-ions.

It is generally said, that solutions which are made from neutral salts with distilled water, are neutral. However for these solutions the acidity varies, as the acidity of the distilled water varies. For the phenomenon studied by us these small changes of acidity are of great importance. Therefore it is desirable with a systematic examination of the influence of the electrolytes on the motility of *Chlamydomonas*, to make use of series of solutions, which not only vary as regards the concentration of the electrolyte, which we examine, but also as regards the

concentrations of the H-ions and OH-ions. The solutions are thus composed, that they form series. All solutions from one series contain the same hydrion concentration that means the same acidity or the same alkalinity, as the H-ions or the OH-ions are present in a greater number. The successive solutions from every series contain an increasing quantity of salt. The series succeed one another in such a way, that the hydrion-concentration of one of them is smaller than that of the next.

We can also arrange the solutions in such a way, that in each series the amount of salt is constant, whilst the hydrion-concentration of the following solution regularly changes.

By the experiment we state from a series, in which the hydrion concentration is constant the limiting concentrations of the salt. From the limiting concentrations we calculate the critical concentration for the salt with that definite hydrion concentration. In a similar way we can find the limiting concentrations and the critical concentration of the hydrions with the help of the series with a fixed amount of salt. Both proceedings must have the same results, for a solution, which contains the critical concentration for a salt by a fixed hydrion concentration can also be considered to contain the critical hydrion concentration by a constant concentration of salt.

In most of our experiments we worked with series of constant hydrion concentration. The limiting concentrations which are fixed by that, represent the limiting concentrations of the salt and must be used to calculate the critical salt concentration by a definite amount of hydrions. Occasionally this gave rise to difficulties. In those cases the limiting concentrations found for salt were used as limiting concentrations of hydrions and they were used to calculate the critical H-ion concentration. In a series with constant H-ion concentration we find one critical concen-

tration. Within the series of constant salt concentration we find two, one for acid and one for alkaline solutions (hydrion concentration large, hydrion concentration small). That in one case we find one, and in the other case two critical concentrations will be understood, when we consider the proportion of the concentrations of the various ions in a solution.

In a solution of a salt (with univalent anion and univalent cation) the number of negative is as great as the number of positive ions. As regards the salt we have to do with the combined influence of an equal number of anions and cations. In a series of solutions, where the H-ion concentration changes, we always have the combined influence of H-ions and OH-ions. The mutual relation of these ions is now such, that the concentrations of it give a constant product, when we work by a constant temperature. Are the concentrations expressed in gram-ions per liter, then the constant product, by 18° C. is about 10^{-14}.

Now we can find the case, that the H-ion concentration is great and the OH-ion concentration is small. Under those circumstances it is especially the influence of the H-ions, which will act a part. Is the number of OH-ions great as regards the concentration of the H-ions, we chiefly see the influence of the OH-ions. The rather complicated connection between the H-ions and the OH-ions gives us an opportunity to examine the influence of every ion separately. Hence that we find two critical concentrations for the H-ions in a series with constant salt concentration. The constant product of H-ions and OH-ions causes that the concentration of the hydroxylion can be found from the concentration of the hydrions. As, moreover of a solution the H-ion concentration can be measured immediately, and the OH-ion concentration not, it has become a habit

to denote by the H-ion concentration, also the reaction of an alkaline fluid. When we say that for a series with a constant salt concentration we find two critical concentrations as regards the H-ions, this does not mean, that it is the H-ions in both cases, which cause the phenomenon studied by us.

§ 5. *How the results are represented graphically.*

The results of the experiments obtained with the series, can easily be represented graphically in a flat level (see 2 page 51; 4 page 56; 5 page 57). On the abscissa-axis of a rectangular bi-axial coördinate-system we plot the concentration of the salt. On the ordinate-axis is denoted the H-ion concentration or the acidity and the alcalinity of the solutions. The points, representing the critical concentrations, are connected one with the other; the curve obtained contains all the combinations of salt and H-ions and OH-ions, with which *Chlamydomonas variabilis* has a certain motility. The curves which are obtained by connecting the low limiting concentrations or the high limiting concentrations, denote each separately a certain state of motility. At the origin we put on the abscissa-axis the figure zero; the points on the ordinate-axis denote the solutions, which contain no salt. From the origin is denoted on the ordinate-axis upwards the concentration of the added acid and downwards the concentration of the added base. Only in the figure for sodium acetale-acetic acid-mixtures (see fig. 3 page 52) is denoted on the ordinate-axis the acidity by the hydrion concentration. At the origin we place there 10^{-7}, that means the hydrion concentration of very pure water.

When the concentrations are denoted in this way, the three curves, which we get by connecting the low limiting

concentrations, the critical concentrations and the high limiting concentrations cut twice the ordinate-axis and once the abscissa-axis. The points of intersection of the ordinate-axis agree with the limiting concentrations and the critical concentrations of solutions, which contain only acid or base; the point of intersection with the abscissa-axis agree with the limiting concentration and the critical concentration of solutions, which contain only salt. Between the lines connecting the limiting concentrations, we find a region, containing all the points, which represent transition concentrations. The region between the curves for the low limiting concentrations denotes all the solutions in which the Alga is so movable, that during the experiment they clearly show the reaction to gravity. Outside of the curves for the high limiting concentrations we find all solutions of the salt, in which the algae do not show the reaction to gravity.

§ 6. *The preparation of the solutions.*

The preparation of the solutions requires a nearer discussion. We can be short, as regards the obtaining of the desired concentrations of the neutral salt. To this purpose we make normal solutions (is that not possible, solutions with the normality $^1/_2$). The concentrations of the successive solutions of a series differed, as a rule, 0,01 normal. Thus were prepared solutions of 0,01 normal to 0,20 normal, by taking with a pipette 1—20 cM^3. of the normal fluid and adding to this quantity distilled water up to 100 cM^3. Properly speaking, it would be necessary, in stead of denoting the concentration in the normality, to define the concentration of the ions. For the various neutral salts the ionisation however is equally strong for every definite concentration. This holds for the small

concentrations which we used. Therefore we have not made the definition of the concentration of the salt-ions. To obtain solutions with different H-ion concentrations we can use various methods. The simplest way is to add to the solutions small quantities of acid or base. This manner of working is only suitable, when the solutions do not contain anything but neutral salt. I used this means. However we must make allowance for all sorts of details. When, in this way, we will make a series of solutions with increasing amounts of hydrions, we have to make, for example, a solution of 0,001 normal acid. It must thus be preserved, that the strength of the acid can change as little as possible. Of this solution we must have enough to compose all solutions with the same salt. Solutions with different H-ion concentrations are now obtained by adding per 100 cM^3. fluid, 5, 10 etc. cM^3. 0,001 normal acid. Thus we obtain solutions which contain f. i. 0,00005, 0,00010 etc. normal acid. The distilled water, which is used, may not vary too much as regards the amount of carbonic acid. When working in the stated way, the method can be used. The drawbacks of the method are the following. The thus obtained solutions are not reproducable, that means, if we make the same solutions with another solution of 0,001 n. acid, the H-ion concentration can deviate a good deal from that of before-made. Small mistakes denote very great differences as regards the acidity. The H-ion concentration of these solutions cannot be reckoned out. Moreover it cannot be defined electrometrically in this. Only by means of indicators we can find here an amount for the acidity. However, I did not apply this method.

The cause of the difficulties must be sought in the fact, that small quantities of acid or base enormously change the H-ion concentration. Moreover, small quantities of carbonic acid can also bring about a great change. For

the influence of the acidity on the movability of our organisms the method was suitable, when at least we are content with the knowledge of the course of the changes. All my curves, except those for sodium acetate are obtained by means of this method. They can only be of service to examine the qualitative course of the phenomenon. Conclusions about the absolute value of the H-ion concentrations, must be considered under a certain reserve.

A method, which permits, to make reproducable solutions with small H-ion concentrations, is the using of so called buffer solutions. These are obtained by adding to solutions of salts of weak acids with strong bases and of strong acids with weak bases, the according free acid or free base.

A well-known buffersolution is sodium acetate since the sodium acetate is split up hydrolytically, we must add to a solution it, rather much free acetic acid to cause a slight change in the H-ion concentration of the solution. The acetate makes go back for a great deal the dissociation of the free acetic acid in H-ions and axions of the acid. This causes the effect of a buffer. In buffer-solutions the H-ion concentration can be easely stated electrometrically. The drawbacks of this method are, that te number of buffer-solutions is limited, and that, as a rule they can only be used for solutions of which the H-ion concentration lies in a rather limited region. Moreover there are always ions in the solutions, which can also have an influence on the phenomenon and of which the concentration is so high, that their influence cannot be entirely excluded.

CHAPTER IV.

Contemplations and conclusions, to which the experiments give rise.

---

§ 1. *The conduct of Chlamydomonas in solutions with a slight, constant salt concentration and a gradually increasing H-ion concentration.*

In the first place I have pointed out as well as possible, that the faillure of the reaction to gravity can be caused by a change of the amount of hydrions or of hydroxylions. To this purpose a series of solutions was made, which contain all 0,01 normal sodium acetate and changing quantities of free acetic acid or free sodium hydroxyde. In these solutions we can cause the H-ion concentration to change regularly, while the number of the other ions remains well-nigh the same. The not dissociated molecules of acetic acid are not always present in the same number. We must here rely on experience, which teaches, that such small quantities of not dissociated molecules have no important influence.

If we put the algae in these solutions we find, that they do not show the reaction to gravity in those numbers of the series, which are most acid, neither in those solutions, which are most alkaline. It is a matter of course, that it cannot be said beforehand, whether a series of solutions which one has made, contains such solutions the first time

already, that the experiment goes smooth. If one has obtained a suitable series, then one must look for the acid solution, which yet permits to the algae to show the reaction to gravity, and the solution within which the reaction yet does not occur. The same thing is repeated with the alkaline solutions. Of these solutions the H-ion concentration is fixed electrometrically. For the acid solutions it was found, that with a hydrion concentration of $10^{-5.9}$ the reaction just took place yet while with a concentration of $10^{-5.5}$ gramion hydrions per liter the reaction took no longer place. For the alkaline solutions these figures were $10^{-10.7}$ and $10^{-11.2}$.

By this it is pointed out, that, at least partly, it depends on the H-ion concentration of a solution, whether or no the reaction to gravity is executed by the individuals of *Chlamydomonas variabilis Dangeard.*

A repetition of this experiment with mixtures of sodium malate and free malic acid or free sodium hydroxyde gave the following results. In the acid solutions of 0,01 molair sodium malate the limiting concentrations of H-ions were respectively $10^{-5.1}$ and $10^{-4.9}$. For the alkaline solutions the figures were $10^{-10.6}$ and $10^{-11.1}$. It appears, that in the acid solutions of sodium malate the acidity was greater than in the solutions of sodium acetate. In the alkaline solutions the boundaries were not changed. We see from this, that besides the H- and OH-ions, also other ions have an influence on the reaction; even in the slight concentration of 0,01 molair. It is of importance that the limiting concentrations in the alkaline solutions are not (at any rate very little) changed. This will be discussed further on.

---

§ 2. *Measures, to obtain reliable results.*

Now that it has become clear that H-ions, OH-ions,

anions and cations of salts have an influence on the power of reaction of the object, we can proceed to the discussion of the conduct of the algae in acid and alkaline solutions of potassium nitrate, potomum chlorid, sodium acetate and potassium sulphate. Besides the various quantities of the dissolved salts these solutions contain regularly increasing or decreasing quantities of hydrions and hydroxylions. In the preceeding chapter we find stated, how the solutions were composed, there is also told which drawbacks belong to the working with these solutions. Moreover there is pointed to the fact, that always by the transport of the Alga into the fluids, the influence of which is examined, small quantities of moisture mix with the solutions, by which an inaccuracy crops up.

Not only by the precautions, of which is spoken in the preceding chapter, the results have become much more certain, but also by the fact that all experiments, were carried out six fold. Each of the results is therefore an average from six experiments. An example can throw a clearer light on this proceeding. A series of solutions was prepared, which contained all 0,00040 normal potassium hydroxyd and different quantities of potassium nitrate namely:

0,07, 0,08, 0,09, 0,10, and 0,11 normal. We call these solutions successively A, B, C, D and E.

Solution A gave in six little tubes cleargrounds. With the solutions B, C, D and E, we could see a distinct amassing in 4, 3, 1, 0, of the six tubes. In the graphical representations an amassing in six tubes is denoted by ●; when in none of the tubes was observed a clear accumulation at the bottom, the mark ○ is used. For all cases where a part of the experiments gave accumulation and the remaining part no amassing, this result is denoted by a ×. In the example we get:

Number of the solution.	A.	B.	C.	D.	E.
Amount of KOH × 100 000.	40.	40.	40.	40.	40.
Amount of KNO_3 × 100.	7.	8.	9.	10.	11,
Number of tubes in which an amassing is seen.	6.	4.	3.	1.	0.
result for the graphical representation.	●	×	×	×	○

We must draw the attention to the fact, that by the judging of the result in each of the tubes an absolute amassing and a rather distinct amassing at the bottom were looked on as a positive result, while the formation of a slight amassing and no amassing at all were judged to be a negative result. With the help of the example we can now easily denote how the average was reckoned out. Solution A with 0.07 normal KNO_3 gave a positive result, solution E with 0,11 normal gave a negative result, while B, C and D denoted transition-cases; 0,07 normal and 0,11 normal are the limiting concentrations, while. $\frac{0{,}07 + 0{,}11}{2} \times 1$ normal = 0,09 normal is considered to be the critical concentration.

Now we must tell beforehand that we should not put too great a value on the absolute amount of the concentration. In the preceding chapter we already pointed to this fact in connection with the way, in which the solutions were composed. With the exception of this way of preparation of the solutions, the absolute value of the limiting concentrations is of comparatively small importance, since for various cultures, especially for cultures from periods, which differ greatly as regards light and temperature, the limiting concentrations for the same salt and at the same acidity can run widely apart. In the preceding chapter I drew special attention to the fact, that, with the proceeding followed for the same culture, I was not troubled by

sudden changes of the algae, as regards the sensitiveness to salts, when I worked in the light. If a new culture had to be used however, then it was necessary always to repeat the latest series of experiments, which were done with the old culture, with the new culture, to see whether the results with the new culture succeeded to those with the old culture. In most cases the difference was so slight, that the new culture can be used to continue the statements, without an interruption in the curve. In some cases however the new culture gave greatly deviating values. This case is made more clear by the curve, for potassium chloride (4, pag. 56). With 0,00065 normal potassium hydroxyde. I did experiments with a new culture. The organisms of this culture appeared to be less susceptible to KCl than those of the old culture. The critical concentration was removed from 0,10 normal to 0,14 normal. Probably the removal has not only taken place horizontally, but also vertically. I think that a part of the new piece of the curve corresponds to the last part of the old curve. The corresponding pieces were connected by dotted lines. Examples of less important removals gives the curve for mixtures of acetate and acetic acid (fig. 2). In this case algae from three different cultures were used. The critical concentrations obtained with organisms from each culture were mutually connected. Thus were formed the curves I, II and III.

Fig. 1.

When we ask for the cause of the different behaviour of the algae from different cultures, we can be sure, that the electrolyte concentration of the various cultures is not always the same. It is true the irregularities in this respect were diminished by preparing the cultures fluids with a special quantity of sterilized earth, white of egg and tapwater. The fact, however that the putrefaction of the eggwhite did not always take place with the same quickness, must cause, that for example the quantity of ammonium-carbonate has not always been equally great in the different cultures. To this is added, that the whole treatment of the algae, before transporting them into the solution, whose influence was examined, aimed at taking away superficial defilement and to take care that the fluid, which had to be examined, would not be changed by a mixing up with small quantities of the culture-fluid. More effective changes were always avoided during preparation, so that we can accept, that the algae were used in the state, in which they were in the cultures. Important changes cropped up, when the stay in the distilled water lasted more than half an hour.

The organisms then became much more susceptible to salts. Perhaps one is inclined to look upon this change by distilled water as an injurious action. It is not necessary for us to go against this opinion. However we can observe, that the expression "injurious action" does not bring us much further. I imagine the action of distilled water, to be totally different. All we know as yet of the conduct of *Chlamydomonas* in regard to electrolytes points to the fact, that the influence of the dissolved substances on the protoplasm is a colloïdchemical one. With acids and bases the plasmcolloïds form compounds which are chemical compounds probably. With neutral salts are probably formed absorption compounds Starting from these suggestions, we think that the changes by a long washing

with distilled water is founded on a partial taking away of the absorbed salts and the different conduct of the algae from the various cultures is based on differences between the quantity and the nature of the substances absorbed by the plasmcolloïds.

A phenomenon which should also be mentioned, crops up, when the objects are left for more than ten minutes in a solution, in which no amassing at the bottom takes place. Is the solution not too strong, the algae become movable again in course of time. This phenomenon may also be a result of absorbation processes, which have a slow course. However we shall not go further in to these contemplations; but we will point to the fact that here also we have to do with "condition phenomena".

---

§ 3. *A conformity between the different influence of the combination acid and salt and of base and salt on the motility of Chlamydommas and the entering again into solution of globulins in acid and alkaline salt solutions.*

Now we shall discuss the graphical representation. Only the curve for potassium sulphate is about complete (see fig. 2). We see from it that the course is very complicated. It strikes us at once, that the shape of the curve in the utmost acid solutions (from 0,00015 n. H_2SO_4) is quite different from that in most alkaline solutions (from 0,00100 n. KOH). A course of the curve as in most alkaline solutions can arise when the influence of base and salt is additive. For the shape of the curve in the most acid solutions a similar supposition is not possible. Here it seems, as if the salt diminishes the influence of the acid, while, on the contrary the H-ions also diminish the influence of the salt. When, namely, we follow the curve from the

ordinate axis into the most acid region we see, that the line makes two bends. The first bend takes the curve

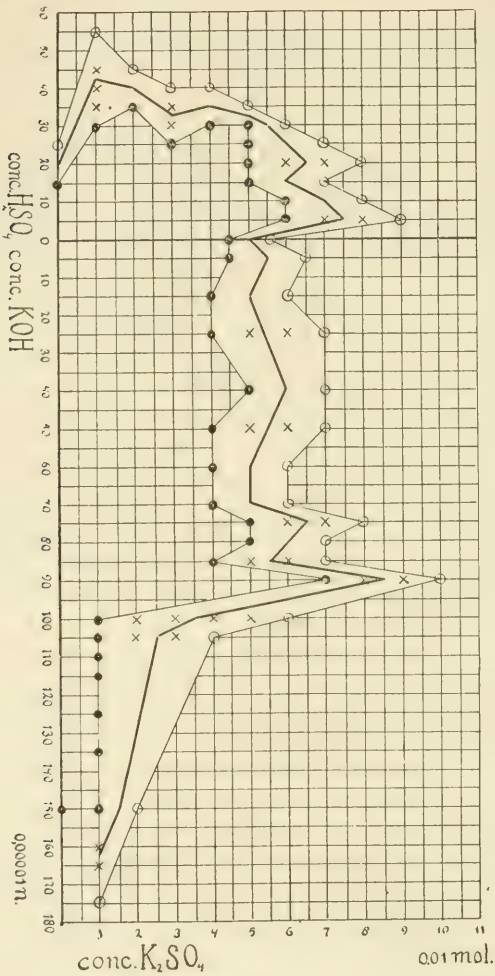


Fig. 2.

higher into the acid region (at 0,01 molair K_2SO_4); here, under the influence of small quantities of neutral salt the

susceptibility to the acid is diminished. After that the curve goes back, to make another bend soon afterwards (till 0,00015 n. H_2SO_4, 0,06 m. K_2SO_4), which we may think to have arisen from the opposition, which the salt gets from the acid.

The curve for K_2SO_4 is not the only argument for the different conduct of acid and salt and of base and salt mutually on the motility of *Chlamydomonas*. The course of the line for sodium acetate (fig. 3) in the most acid

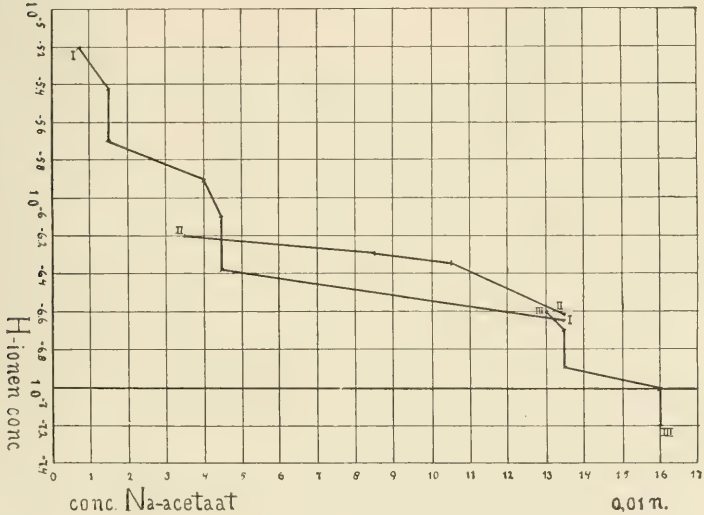


Fig. 3.

solutions (between $[H] = 10^{-5.2}$ and $[H] = 10^{-6.4}$) agrees entirely with the opinion, that the influence of acid and salt is not additive.

Though the point, where the curve in the acid solutions reaches the ordinate axis, was not fixed, yet we can observe, that the line in the denoted region, just as the line for K_2SO_4, makes two bends. If we follow the curve from the ordinate axis; then the first bend illustrates the

resistance which the H-ions experience from the small quantities of sodium acetate, while the second bend can be attributed to the resistance of the salt by the H-ions.

It is a very important fact that in alkaline solutions there is found the additivety of the influence of base and salt while this does not hold for the combined influence of acid and salt. A corresponding phenomenon is observed in the conduct of proteïns towards base and salt and acid and salt. In a publication of Hardy on colloïd solutions of globulins this phenomemon is discussed at great length (Hardy, 1905).

Globulins are ampholytes, they can form compounds with acid and base. Globulin solutions can be floceulated by neutral salts.

In this respect they show characteristic qualities. Every salt gives a precipitation by a slight concentration and also by a great concentration. By a moderate concentration the salts cause solution. By a slight concentration the salts only act on globulin combined with base or acid.

The action of the salts is in this case corresponding to that on suspensoïds; the colloïdal parts are charged electrically and are discharged by the ions of the salt, which contain an opposite charge. Plurivalent ions have more influence than univalent ions. By great concentrations the salts act upon combinations of globulin with salt, which give colloïdal parts without charge.

In this case we can make a comparison with the salting out of emulsoïds. The concentrations which Hardy used when studying the flocculation of the globulins by small quantities of electrolyte and their dissolving again by average salt concentrations can be compared to the concentrations, which have an influence on the motility of *Chlamydomonas.*

It is with the experiments on the dissolving of the globulins, that Hardy noticed the different conduct

of the combinations acid and salt and base and salt.

He expresses this on page 323, as follows:

"there is however one feature of fundamental importance which is never obscured, and that is the antagoniom between the solvent actions of salts and acids and the additive nature of the combined solvent actions of salts and alkali".

One of the facts, which brought Hardy to this conclusion, was, that with the dissolving of globulin in the presence of salt, the quantities of acid necessary variegated strongely with the nature of the salt, while the quantities of base changed very little for the various salts. The concentration of the salts was rather different in these experiments. At first 1,5 cM.^{3} normal salt solution, was added to 10 cM.^{3} globulin suspension, by which was formed a concentration of about 0,13 n. After that was added the required quantity of acid or base by which, especially in the most acid solutions the concentration of the salt was yet considerably diminished (0,06 n. or less). A similar result we obtained with the experiments on the conduct of *Chlamydomonas* in acelate solutions and malate solutions (from 0,01 molair), in which the H-ion-concentration regularly changed. We then observed that the limiting concentration for H-ions in the acid malate solutions had been considerably raised with regard to those in the acid acelate solutions. The limiting concentrations in the alkaline malate solutions had not removed with regard to those in the acelate solutions. Here we see another argument for the different conduct of acid and salt and of base and salt with regard to the motility of *Chlamydomonas* and moreover once more the correspondence between the influence of electrolytes on the dissolving of globulins and on the motility of the organisms used by us.

So far there was found a difference between the influence of electrolytes on the motility of *Chlamydomonas* and on

the entering again into solution of globulin, that the H-ion-concentration, by which the phenomena took place for the globulins were somewhat bigger, by which processes took place chiefly in very weak acid solution while our phenomena were principally observed in very weak alkaline solutions.

The correspondence in the conduct of *Chlamydomonas* and of the globulins with regard to acid and alkaline solutions of salts, leads us to the suggestion, that the influence of electrolytes on the motility of our object is caused by the fact that the electrolytes work in upon the colloïds, which are present in the cell of *Chlamydomonas*, probably the plasmcolloïds. This hypothesis is not unexpected; we have already seen that there are many facts, which can be understood by it. Moreover one is universally of opinion, that the protoplasm is colloïdal.

§ 4. *Description of the middle part of the curves.*

After we have examined the influence of the salts in the most alkaline and most acid solutions, we shall discuss the middle most parts of the curves. We are of opinion, that in the region which will now be discussed, we have chiefly to deal with the influence of the salt, while the H-ions and the OH-ions have a less great effect.

For K_2SO_4 (fig. 2 page 51) this part runs from 0,00015 n. H_2SO_4 to 0,00100 n. KOH. For KNO_3 (fig. 5 page 57) and for KCl (fig. 4) the curves as far as they have been drawn belong entirely to this region.

The course of these lines is somewhat capricious. This is caused by the presence of summits.

With K_2SO_4 (fig. 2 page 51) we distinguish five (0,00005 n. H_2SO_4, 0,00005 n. KOH, 0,00040 n. KOH, 0,00075 n. KOH and 0,00090 n. KOH). With KCl (fig. 4,

p. 56) we see also five (0,00010 n. HCl, 0,00025 n. KOH, 0,00045 n. KOH, 0,00065 n. KOH for the upper part and 0,00085 n. KOH for the lower part and with 0,00115 n. KOH), when we accept at least, that the lower part can

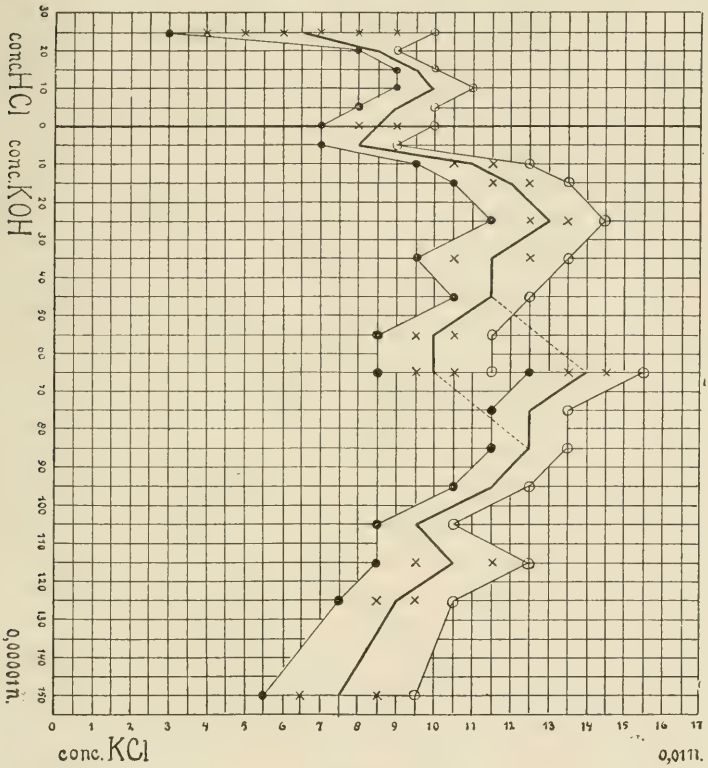


Fig. 4.

be fitted close to the upper part by a removal in a vertical and horizontal direction. With KNO_3 (fig. 5) it seems at first as if we have to deal with one broad maximum. If we look closer and pay also attention to the lines which connect the limiting concentrations, then there are also indications for five tops (with 0,00010 n. HNO_3,

0,00015 n. KOH, 0,00030 n. KOH, 0,00050 n. KOH and 0,00065 n. KOH).

Especially with K_2SO_4 we see that these tops are arranged all but symmetrically, we can namely draw an axis of symmetry along the line, denoting a concentration of 0,00040 n. KOH. For KNO_3 (fig. 5) the symmetry can also be well observed. The axis of symmetry here cuts the curve at 0,00030 n. KOH. It does not run horizontally

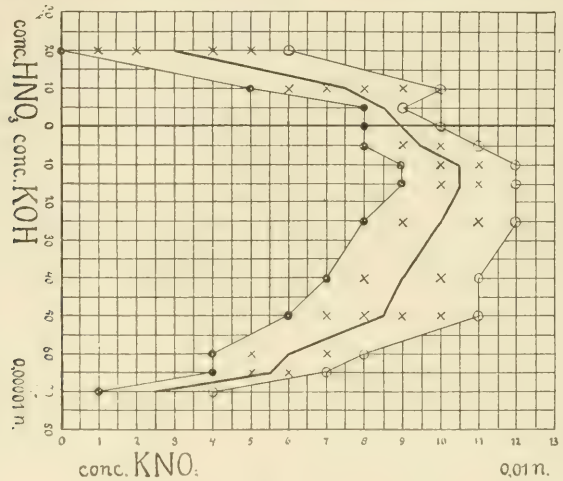


Fig. 5.

here. Of KCl (fig. 4, page 56) the point of intersection of the axis of symmetry lies (at any rate for the topmost part, which is lengthened with the removed lower part) at 0,00045 n. KOH. The axis of symmetry does not run horizontally here either.

The symmetry in question is for us an indication, that the capriciousness of the figures cannot be attributed to inaccuracy. The sixfoldedness of the experiments, besides the fact, that for the denoting of a point of the curve we generally did 18 or still more experiments, are a very good warrant for that. The meaning of the symmetry

can be sought in the fact, that we have to do with the influence of ions. With a positive charge of the plasmcolloïds the anions of the salts will exercise most influence in this case, while with a negative charge the cations are most active. As a rule, a symmetry of figures will be the result of such an action of anions and cations.

Is the action of one ion much stronger than that of the other one, the figure may become oblique.

For K_2SO_4 (fig. 2, page 51) a bivalent anion is placed opposite to a monovalent cation, Here the chief direction of the curve is vertical. With KCl (fig 4, page 56) and with KNO_3 (fig. 5, page 57) the chief direction of the line runs from above obliquely downwards to the left. Here a monovalent anion is placed opposite to a monovalent cation. Definitions made for $Ca(NO_3)_2$, with a monovalent anion against a bivalent cation showed, that for the curve for $Ca(NO_3)_2$, the direction would be yet much more oblique as for the curves for KCl and for KNO_3 and again in the same direction. The succession K_2SO_4—KCl and KNO_3—$Ca(NO_3)_2$ agrees with the opinion that the oblique direction of the lines is the result of the valence of the anions and cations present in the salt solution.

In the colloïd-chemical literature I have not been able to find figures, which showed much likeness to the curves, which we discussed just now. The cause of this might be found perhaps in the fact, that, generally, the influence of salts by a different hydrion concentration on colloïds, has not often been examined systematically, while in those cases, where this really happened, the concentrations of the acid and of the base increased far stronger than in my experiments.

The presence of the tops in our figures may be caused, by the fact that the plasmcolloïds, which we have made responsible for the conduct of *Chlamydomonas* with regard to acid, base and salt, are proteïns.

Of the proteïns it is known that they can combine with various quantities of base or of acid. According to their taking up one molecule of acid or an other number, various compounds are formed. People do not agree about the stability of the thus formed compounds. T. B. Robertson thinks to have proved, that they are stable with a set H-ion concentration. Besides these compounds greatly differ in their conduct towards salts. Is Robertson's opinion right, then the H-ion concentrations, where the maximums or minimums in our figures are to be found, agree perhaps with the H-ion concentrations, by which the colloïdal substances from the protoplasm form stable compounds with various quantities of acid or base. To make things still clearer, we can say, that the phenomena, which we study of *Chlamydomonas*, take place in a region of H-ion concentrations, lying between $[H] = 10^{-5.5}$ and $[H] = 10^{-11.2}$. In a book by Robertson it is stated, that a compound of caseïn at neutrality against litmus ($[H] = 10^{-7}$) contains 1,5 % CaO, while caseïn combines with 2,4 % CaO at neutrality against phenolphthaleïn ($[H] = 10^{-3}$).

Though it is probable, that in both cases, we have to do with mixtures of different compounds of caseïn and calciumhydroxyde we can state from the data, that in the region of the H-ion concentrations, in which *Chlamydomonas* is movable different compounds of plasmaproteïns and base and acid can be expected.

---

§ 5. *The influence of the salts in the motility of Chlamydomonas can only be compared with its influence on suspensoïds.*

The representation which we have obtained of the conduct of *Chlamydomonas* under the influence of salts

with a different H-ion concentration is only acceptable, when the supposed plasmcolloïds behave towards salts as suspensoïd colloïds. The suspensoïd properties of the plasmcolloïds of *Chlamydomonas* come to light by the influence of small salt concentrations. In our experiments were necessary very small quantities of phosphate to make the organisms immovable. The highest concentrations were required for $Ca(NO_3)_2$ namely 0,40 n. With binair salts the concentrations asked for, were from 0,10 n. to 0,20 normal. From these data appears the influence of the valence of the ions.

The plurivalent anions of the phosfate required the lowest concentrations, the pluvalent cation of the calcium nitrate the highest concentration.

The influence of the valence of the ions also points to suspensoïd properties. For the case, that there was a greater agreement between the phenomena by *Chlamydomonas* and the salting out of emulsoïds, the anions and the cations of the salts, should exercise more or less influence according to a fixed order. The anions and the cations form, as regards their influence series. For the anions the series (the series of Hofmeister) is as follows:

SO_4, acetate, Cl, ClO_3, NO_3, Br, J, CNS.

In order to examine whether the influence of the salts on the motility of *Chlamydomonas* decreased or increased according to this series, experiments were done in KCl, KNO_3, KBr, KJ and KCNS. All these experiments were done with individuals of *Chlamydomonas* from one culture. The following order was stated:

J, NO_3, Cl, Br, CNS.

It is clear that this order is not at all like that in Hofmeister's series. Meanwhile this result does not prove much. The series of the ions show a subverse order, when the milieu becomes of alcaline acid. In neutral solutions we get transition-series, in which the order is

changed. The experiments with *Chlamydomonas* were executed in a weak alcaline milieu, so the chance was not great to find back the series. However it was necessary to work in a weak alcaline milieu, since, otherwise the possibility had been great, that we compared the salts with a H-ion concentration, where for one salt a maximum and for another salt a minimum was to be found in the curve, which connects the critical concentrations. With the influence of salts on the motility of *Chlamydomonas* we have not been able to find an argument, which gives use to a comparison with the salting out of emulsoïds. All details, which we observed, make us think of phenomena, as they are observed with suspensoïds. Since, however, we have to deal with ampholytes, we are obliged to compare the plasmcolloïds with colloïdal substances, which, it is true, must be reckoned to the emulsoïds, by their positive or negative charge, according to their staying in acid or alcaline milieu, but, in connection with other properties they show, behave like suspensoïds. There is no great choise left. To the few colloïdal substances, which may be considered for a comparison, belong the globulins, to which we already drew the attention. The properties of the plasmcolloïds of *Chlamydomonas* show, with regard to acid, base and salt much likeness to the properties of the globulins.

§ 6. *Indications of a weak alkaline reaction, in the isoëlectric point of the plasmcolloïds.*

The H-ionconcentration, in which a colloïdal substance, is not combined with acid or base, is called the isoëlectric point. According to Michaëlis (1914, page 39) ampholytes are isoëlectric, when by a special concentration of the ampholyte, the sum of anions and cations of it has reached

a minimum, if we add acid, the substance behaves like a base, when we add base like an acid. In many cases it can be stated that the isoëlectric point is reached, when the colloïdal particles do not move with cataphoresis or are driven partly to the anode partly to the cathode.

The isoëlectric point can also be fixed indirectly. In the isoëlectric state, we often meet with flocculation, With the swelling of colloïdal substances the isoëlectric point often coïncides with the minimum of swelling. Of a colloïdal solution the inner friction would be a minimum in the isoëlectric point.

In many cases the H-ions and the OH-ions are chiefly of influence on the electric state of the colloïdal particles. Then they fix the place of the isoëlectric point. However, if the ampholyte has suspensoïd properties, the ions of the salts have a great influence on the situation of the isoëlectric point. It was impossible to fix immediately the isoëlectric point of the plasm-colloïds of *Chlamydomonas*. The great tension between the electrodes, which would have been necessary, to submit the whole organism to cataphoresis, would have caused the death of the algae. An attempt to find out bij means of the galvanotactical reaction in solutions of various H-ion concentration, something about the situation of the isoëlectric point, miscarried, since *Chlamydomonas* did not react, to weak electric currents. Indirectly we can fix the place in the curves, by which the plasmcolloïds are isoëlectric.

Is our opinion on the symmetry of the middle most part of the curves right, then the isoëlectric point must undoubtedly be found in the place, where the axis of symmetry cuts the curve. For K_2SO_4 (fig. 2, page 51), with 0,00040 n. KOH, for KCl (fig. 4, page 56) with 0,00045 n. KOH and for KNO_3 (fig. 5, page 57) with 0,00030 n. KOH.

Even if we do not agree with the representation, which

we have given of the course of the middle part of the curves, yet the possibility is great, that in the solutions of KNO_3 and of KCl the plasmcolloïds, respectively by 0,00010 n. KOH (fig. 5, page 57) and by 0,00025 n. KOH (fig. 4, page 56) are isoëlectric. We see namely, that the salts in these concentrations of potassium hydroxyd have the least influence. In both cases we find the isoëlectric point in a weak alkaline solution. The fact that the isoëlectric point is not found in the same place with the various salts, will be chiefly caused by the fact that the ions of the salts have an influence on the electric state of the plasmcolloïds. Moreover it is told in chapter III, that the results for the solutions of different salts may only be compared with reservation. Meanwhile I think that the figures point out that the isoëlectric state is to be found with a weak alkaline reaction.

---

§ 7. *Electric phenomena at the surface of the glass cause complications at the reactions of Chlamydomonas.*

There are some phenomena, which might help to find the isoëlectric point. Discharged or nearly discharged particles stick together, when they touch one another. They can also attach themselves to a firm object, that is not or but little charged. The cilia of *Chlamydomonas* consist of naked protoplasm. When the plasmcolloïds contain a certain charge, the cilia can also show that charge. In a solution, in which the plasmcolloïds are isoëlectric, we might expect, that the algae with the cilia stick to the side. Both phenomena act indeed, under special circumstances. We already discussed in chapter II the sticking of *Chlamydomonas* to the glass side. We called the phenomenon a thigmotactic reaction. With the different salts it did not always appear with the same

distinctness. With KCl a vague thigmotactic reaction was observed in some solutions. In the acetate solutions the phenomenon was not at all seen. For K_2SO_4 and KNO_3 it is denoted, in the figures 6, page 66 and 7, page 68, by means of the sign $\times$, by which concentrations the phenomenon could clearly be seen.

From the figures can be seen, that the solutions asked for were for the greater part weakly acid. At any rate the solutions are always more acid than the solutions in which we held the plasmcolloïds to be, isoëlectrical. This difference can however be explained. If we put water in a glass vessel, the glass gets a charge. Freundlich thinks, that the charge is caused by the fact that the glass absorbs ions. Electrolytes, which are dissolved in the water, have an influence on the charge of the glass. In alkaline, neutral and extremely weak acid solutions, that contain no salt the charge of the glass. as regards the water, is a negative one. In the other acid solutions the charge strongly decreases.

We have now probably the following case: the cilia are isoëlectric, so discharged in weak alkaline solution; the glass has a slight charge in acid solution. It is not strange that the phenomenon takes place in weakly acid solution.

For K_2SO_4 (fig. 6) where we also observe the phenomenon in solutions that contain little salt, we see that these solutions contain 0,00020—0,00045 n. H_2SO_4.

For a comparison we can mention the conduct of the catgumparticles from the suspensions of Perrin (conf.: les Atomes, page 139).

These suspensions behave as solutions of negative suspensoïds. They are discharged in acid solutions, stronger than 0,01 normal. Here the particles stick together. However they attach themselves to the glass already in less acid solutions. In these solutions the charge of the

glass has diminished very much already. So we find here under the influence of the electric phenomena at the surface of the glass, a removal of the fastening to less strong acid solution.

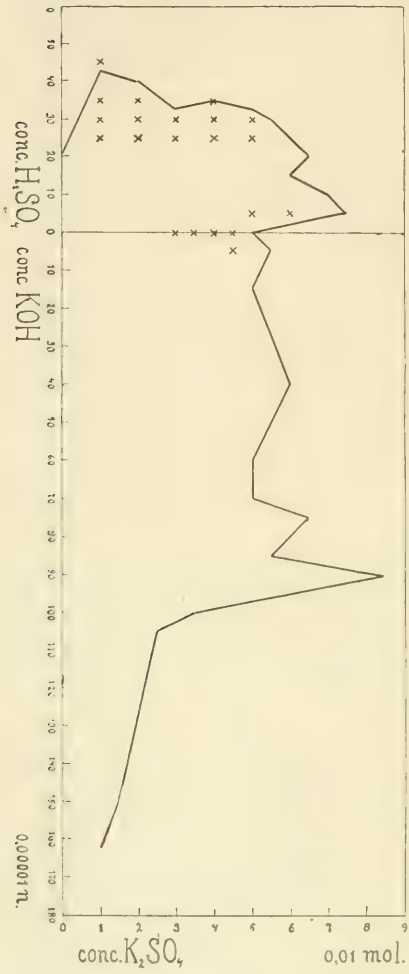


Fig. 6.

With the attaching of *Chlamydomonas* the removal was in inverse sense; there the cilia were discharged in weakly alkaline solution.

We may suppose that the thigmotactic reaction of *Chlamydomonas* with regard to the glass side takes place in all probability under the influence of electric phenomena at the surface of the glass in acid solutions.

The second phenomenon, which may be connected with the isoelectric state of the plasm-colloïds, namely the mutual sticking together of the individuals of *Chlamydomonas*, appeared in the experiments, because the algae at the reaction to gravity often formed, aggregates (conf. chapter II, § 6).

In which solutions the sticking together took place, was not noted down; however I think to have ob-

served, that in most alkaline solutions it did not occur.

The formation of agregates because the algae with their cilia stick together, and the fastening to the side are phenomena, which are undoubtedly connected with the electric state of the plasmcolloïds.

However these phenomena have not provided us with a means, to control the place of the isoëlectric point. Therefore, in the judging of other phenomena in connection

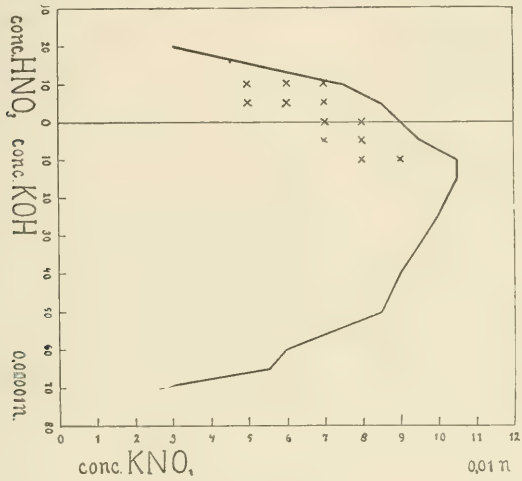


Fig. 7.

with the electric state of the plasmcolloids, we must be very careful. Of the other phenomena we have observed, two are of great importance, in connection with what precedes. Firstly we observed in chapter I, § 2, that there exists an acid-optimum for the chemotactic reaction of *Chamydomonas*. This must lie in the proximity of $[H] = 10^{-5}$. Moreover we observed (chapter II, § 5 and 6), that in solutions where sticking to the glass takes place positive phototaxis can appear, whilst in all other solutions, in which the motility is great enough, negative phototaxis is observed.

The H-ion concentration, which the algae seek by themselves (the optimum-H-ion concentration or the optimum acid concentration), and the H-ion concentration, in which the transition of positive to negative phototaxis takes place, lie, just like the concentration, where the fastening to glass is most clearly seen, in the most acid solutions. The possibility exists, that just like the H-ion concentration, where the fastening is very clear, the two other H-ion concentrations too are observed too large under the influence of the charge of the glass. To be sure, in all cases, where the motility is great, the algae either by the reaction on the light or by that to gravity come continually into contact with the glass side. It is very probable that they yield charge or take up charge; the result can be, that many phenomena take place in a more acid solution, than when the influence of the glass were linked out. We will not discuss all the consequences of this. Only one of them is too important not to be discussed; the positive chemotaxis of *Chlamydomonas* with regard to acids is only caused perhaps under the influence of a negative charge of the glass. The optimum-H-ion concentration might even be expected in the isoëlectric point, that is in weakly alkaline fluids, by which the positive chemotaxis would change with regard to acids into a positive chemotaxis with regard to bases.

The charge of the glass might also have had an influence on the values which we found for the limiting concentrations. By this might be caused a removal of the curves to a greater H-ion concentration. However this removal cannot have been very great, since the motility of *Chlamydomonas* in the solutions with the limiting concentrations was not great, by which collisions with the glass side did not occur at all or only in a small number.

SUMMARY.

Chapter I.

§ 1. The way in which one works when studying chemotactical phenomena is compared to the proceeding for the examination of phototropical and geotropical processes. By this it is possible to call the supposition concerning the separated sensibilities for different chemotactic active substances, premature.

§ 2. With the help of data from literature is pointed out, that the capillary method is not a very suitable one to get a closer insight into the nature of the chemotactical phenomena.

§ 3. Here is discussed, that a colloïd-chemical representation can be formed of the influence of chemotactica.

Chapter II.

§ 1. It is denoted how the algae, which served for the experiments, were cultivated. By determination was proved that the Alga used was *Chlamydomonas variabilis*.

§ 2. Here is discussed, that the terms physical process, chemical process, physiological process and stimulation process are unfit to keep apart the various phenomena from physiology.

§ 3. For *Chlamydomonas variabilis Dangeard* was observed a very clear positive geotaxis while it appears from literature, that some investigators have found *Chlamydomonas pulvisculus* to be negativily geotactical.

§ 4. Here is discussed that the reaction to gravity takes no longer place after addition of small quantities of acid, base or salt to the water, in which the algae are.

§ 5. Here is told, that the susceptibility of *Chlamydomonas* to the light, just like that to gravity under the influence of added electrolytes is diminished. Besides a negative phototactical reaction a positive reaction can occur. The solutions in which the positive phototaxis acts, always contain so great an amount of an electrolyte, that a very slight increase of concentration causes insusceptibility to the light and to gravity.

§ 6. The attaching of *Chlamydomonas* to the glass side (thigmotaxis) occurs, as the ends of the cilia stick to the glass. The thigmotactical phenomena only take place in solutions, which are not distinctly alkaline. In solutions which only contain acid, at any rate little salt, the phenomenon often occurs, when the amount of acid is nearly as large that the motility is very slight and also insusceptibility to light and to gravity acts.

The individuals of *Chlamydomonas* can also mutually stick together with the cilia. This phenomenon can act so generally in a preparation, that it becomes also visible macroscopically.

§ 7. Here are discussed the substances on which *Chlamydomonas* reacts chemotactically. It is possibe to produce in the dark under cover-glass with *Chlamydomonas* an oxygen-line. This is not yet considered to be a proof, that *Chlamydomonas* really reacts to the oxygen of the air.

Here is discussed how with the experiment under cover-glass also the carbonic acid concentration must change. By means of *Spirillum species* it could be shown, that under the influence of carbonic acid as a gas a removal of the oxygen-line, formed by *Spirillum* was caused; with nitrogen, oxygen and air, this was not possible.

Chapter III.

§ 1. It can easily be observed, whether the organisms are very movable or only little movable. By defining limiting concentrations, it was possible to calculate the critical concentration, where theoretically the transition of very movable to little movable took place. The motility was judged by means of the reaction to gravity.

§ 2. It appeared to be necessary to let the experiments take place in little tubes with the same diameter. The influence of the temperature was of small importance. The experiments were done, exposed to one-sided diffuse day light; an attempt, to experiment in the dark, failed, since very irregular results were attained by it.

§ 3. Here is discussed that the algae freed from the culture-fluid were brought into the electrolyte solutions. They were washed with distilled water for a short time. The susceptibility to electrolyte solutions was not changed by this. For every experiment was used about the same number of organisms.

§ 4. In connection with the great influence of the H-ions and the OH-ions, it was desirable to have the solutions change regularly not only with regard to the salt concentration but also with regard to the amount of H-ions and of the OH-ions. The solutions were used in series. In every series the H-ion concentration was constant. The different series varied, as regards the hydrion concentration. By means of the series limiting concentrations were fixed and from these critical concentrations were calculated. The electrolytes are for the greater part split up into ions; it is a matter of course to attribute the influence of the electrolytes to the ions. In neutral salts the anions and the cations are always present in the same proportion. In salt solutions we always observe the influence of equal quantities of anions and cations collectively.

The product of the number of H-ions and OH-ions is constant. By this it is possible to examine separately the influence of the H-ions and of the OH-ions. In consequence of this we can find in a series with constant salt concentration, but with regularly increasing H-ion concentration, two critical concentrations, while in a series with a constant H-ion concentration one critical concentration is found.

§ 5. The critical concentrations and the limiting concentrations are denoted in a rectangular coördinate system; on the ordinate-axis is stated the acid or base concentration and on the abscissa-axis the salt concentration.

§ 6. Salt solutions with regularly changing H-ion concentrations were obtained bij adding small quantities of acid or base. By this we must observe special measures of precaution.

With the acetate solutions, the fluids were made acid with acetic acid. In this case we obtain „buffer solutions", which offers special advantages.

Chapter IV.

§ 1. Here is discussed, that the H-ions and the OH-ions have a great influence on the motility of *Chlamydomonas*. To show this, we used mixtures of sodium acetate with acetic acid and with potassium hydroxyd, in which the amount of acetate was constant, whilst the H-ion concentration changed regularly.

§ 2. The experiments under influence of acid and alkaline solutions of K_2SO_4, KCl and KNO_3 were done sixfold, bij which the results were much more reliable. It is denoted how the critical concentration is calculated. By the use of a new culture the immediately preceding experiments were repeated to see whether the organisms of the new culture were as sensible to electrolytes as those of the old

culture. Generally the differences were insignificant. For KCl was once observed an important change of the sensibility. Here is discussed that the changed sensibility might be caused under the influence of a culture-fluid of a somewhat different composition.

§ 3. There is discussed that the influence of base and salt according to the course of the curve for K_2SO_4 in most alkaline solutions is about additive, while the influence of mixtures of acid and salt cannot be additive.

Acid and salt counteract one another's influence. This also appears from the figure of sodium acetate in the most acid solutions.

A similar conduct with regard to mixtures of salt and base and of salt and acid, was stated by Hardy with the dissolving of colloïdal globulins, which were flocculated by small quantities of electrolytes.

§ 4. Here is discussed that the middle part of the curves often has a capricious out look, by the presence of maxima and minima. In general five maxima can be distinguished. Through this part of the curves an axis of symmetry can be drawn. This axis is often not horizontal. The possibility exists that the symmetry is caused, as we have to do with the action of ions.

The principal direction of the middle part of the curves is influenced perhaps by the valence of the ions.

The presence of the tops cannot immediately be explained.

§ 5. Here is shown, that the plasmcolloïds can only be compared to colloïds, which can behave as acid and base but further contain properties of the suspenoïds. For a comparison the globulins ask for our attention.

§ 6. By the figures is proved that the isoëlectric point (according to Michaëlis) of the plasmcolloïds can be expected in weakly alkaline solutions. The place of this point could not be fixed directly.

§ 7. Here is discussed, that there are yet two other phenomena, which might give information about the place of the isoëlectric point, namely the sticking to the glass and the mutual sticking together of the algae with their cilia. The first phenomenon, however, took place in solutions, which were more acid than those, in which the plasmcolloïds, according to the course of the curves are isoëlectric. This is attributed to the negative charge of the glass with regard to alkaline, neutral and very weakly acid solutions.

In which solutions the mutual sticking together took place, was not noted down. Besides the fact that in the sticking to the glass the influence of the charge of the boundary surface glass water plays a part, a removal of the phenomena to more acid solutions can be expected in all cases in which the motility of the algae is very great. Under the influence of the light or of gravity the algae come continually with the cilia into contact with the glass, by which loss or taking up of electrical charge can take place.

We point to the fact that the acid optimum of *Chlamydomonas* with chemotactical experiments is perhaps an acid optimum only under the influence of the glass.

SHORT ACCOUNT OF LITERATURE.

W. H. Arisz, 1915. Untersuchungen über den Phototropismus. Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais. Vol. XII pag. 44.

C. E. B. Bremekamp, 1915. Over den invloed, dien licht- en zwaartekrachtreacties bij planten op elkaar uitoefenen. Verslag van de Wis- en Natuurkundige Afdeeling van de Koninklijke Academie van Wetenschappen te Amsterdam van 27 Maart 1915. Deel XXIII.

J. Buder, 1914. Fortschritte aus dem Gebiete der Botanischen Physiologie und Vererbungslehre. Biologenkalender, 1914.

J. Buder, 1917. Zur Kenntniss der phototaktischen Richtungsbewegungen. Jahrbücher für Wissenschafliche Botanik, Band 58, 1917.

P. A. Dangeard, 1898. Mémoire sur les *Chlamydomonadinées*. Le Botaniste, sixième série, 1898.

F. W. Engelmann, 1881. Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und thierischer Organismen. Botanische Zeitung, 39ter Jahrgang, 1881.

H. Freundlich, 1909. Kapillarchemie, Leipzig.

W. B. Hardy, 1905. Colloïdal solution. The Globulins. The Journal of Physiology Vol. XXXIII, 1905—'06.

H. C. Jacobsen, 1910. Kulturversuche mit einigen niederen *Volvocaceën*. Zeitschrift fur Botanik, zweiter Jahrgang, 1910.

H. S. Jennings, 1914. Die niederen Organismen, deutsche Uebersetzung von E. Mangold, Leipzig.

P. Jensen, 1893. Ueber den Geotropismus niederer Organismen. Archiv für die gesammte Physiologie, Band LIII, 1893.

H. Kniep, 1906. Untersuchungen über die Chemotaxis von Bacteriën. Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik, Band LIII, 1906.

H. R. Kruyt, 1918. Strömungspotentiale und Kolloïdstabilität. Kolloïd-Zeitschrift, Band XXII, 1918.

S. Kusano, 1909. Studies on the Chemotactic and other related reactions of the Swarmspores of *Myxomycetes*. Journal of the College of Agriculture, Imperial University of Tokyo, Volume II, 1909.

R. S. Lillie, 1904. The Relation of Ions to Ciliary movement. The American Journal of Physiology, Volume X, 1904.

R. S. Lillie, 1906, The Relation of Ions to contractile processes, I. The Action of Salt-solutions on the ciliated Epithelium of *Mytilus edulis*. The American Journal of Physiology, Volume XVII, 1906.

J. Massart, 1890. Recherches sur les organismes inférieurs. III, La sensibilité à la gravitation. Bulletin de l'Académie Royale de Belgique, troisième série, Tome 22, 1890.

L. Michaëlis, 1914. Die Wasserstofionenkonzentration, Berlin.

J. Perzin, 1914. Les Atomes, quatrième édition revue, Paris.

W. Pfeffer, 1884. Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuchungen aus dem Botanischen Institut Tübingen, I.

W. Pfeffer, 1888. Ueber chemotactische Bewegungen von *Bacteriën*, *Flagellaten* und *Volvocineën*. Untersuchungen aus dem Botanischen Institut Tübingen, II.

E. G. Pringsheim, 1912. Die Reizbewegungen der Pflanzen, Berlin,

T. B. Robertson, 1912. Die physikalische Chemie der Proteïne. Deutsche Uebersetzung van F. A. Wyncken, Dresden.

C. J. Rutten—Pekelharing, 1910. Untersuchungen über die Perception des Schwerkraftreizes. Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais. Volume VII, 1910.

F. Schartz, 1884. Der Einflusz der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung von *Chlamydomonas* und *Euglena*. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. Band 2, 1884.

K. Shibata, 1905. Studiën über die Chemotaxis der *Isoëtes*-spermatozoïden. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Band XLI, 1905.

K. Shibata, 1911. Untersuchungen über die Chemotaxis der *Pteridophyten*-spermatozoïden. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Band XLIX, 1911.

B. Stange, 1890. Ueber Chemotactische Reizbewegungen, Botanische Zeitung, 48ter Jahrgang, 1890.

C. Voegler, 1891. Beiträge zur Kenntniss der Reizerscheinungen. Botanische Zeitung, 49ter Jahrgang, 1891.

N. Wille, 1903. Algologische Notizen IX. Nyt Magasin for Naturvidenskaberne, Band 41, 1903.

INDEX.

Pag.

Preface 129

CHAPTER I.

Contemplations on chemotaxis.

§ 1. *The chemotactical phenomena caused by stimulation* 131
§ 2. *The drawbacks, which belong to the use of the capillary-method* 134
§ 3. *A colloïd chemical conception of the influence of electrolytes with chemotactical phenomena* . 138

CHAPTER II.

Chlamydomonas variabilis Dangeard.

§ 1. *The culture-method used and the determination of the Alga obtained* , ... 142
§ 2. *Some remarks on the nature of the reactions, which we observe with living beings* 143
§ 3. *The geotaxis of Chlamydomonas* 145
§ 4. *Electrolytes can prevent the reaction to gravity* 147
§ 5. *The phototaxis of Chlamydomonas* 149
§ 6. *Thigmotactical phenomena* 150
§ 7. *The chemotaxis and aërotaxis of Chlamydomonas* 152

Pag.

CHAPTER III.

The systematic investigation of the influence of electrolytes on the motility of Chlamydomonas variabilis Dangeard.

§ 1. *The judgment on the motility of the organisms* 156
§ 2. *Precautions, in order that the differences observed can be exclusively attributed to the changed quantities of electrolytes* 157
§ 3. *In which manner the algae were brought into the solutions of electrolytes* 160
§ 4. *The mutual proportion of the different ions, which are present in the fluids and the use of the solutions in series* 162
§ 5. *How the results are represented graphically* . 165
§ 6. *The preparation of the solutions* 166

CHAPTER IV.

Contemplations and conclusions, to which the experiments give rise.

§ 1. *The conduct of Chlamydomonas in solutions with a slight constant salt concentration and a gradually increasing H-ion concentration* . . 169
§ 2. *Measures to obtain reliable results* 170
§ 3. *A conformity between the different influence of the combination acid and salt and of base and salt on the motility of Chlamydomonas and the entering again into solution of globulins in acid and alkaline salt solutions* 175
§ 4. *Description of the middle part of the curves* . 180
§ 5. *The influence of the salts on the motility of Chlamydomonas can only be compared with its influence on suspensoïds* 184

Pag.

§ 6. *Indications of a weak alkaline reaction in the isoelectric point of the plasmcolloïds* 186

§ 7. *Electric phenomena at the surface of the glass cause complications at the reactions of Chlamydomonas* 188

Summary 193

Short account of literature 199

Ueber Haplozia caespiticia Dum.

von

A. J. M. GARJEANNE.

Die kleine, unscheinbare *Haplozia caespiticia* gehört zu den seltenen Lebermoosarten, wenngleich sie auch wohl vielfach übersehen wird. Durch die merkwürdigen endogenen Brutkörner gehört sie auch zu den interessantesten Jungermannien überhaupt.

Schon 1911 wurde diese Art von mir zum ersten Male in den Niederlanden gefunden und zwar unweit Venlo, am *„Zwarte Water"*. Über diesen Fund wurde im „Jaarboek van het Natuurhist. Genootschap in Limburg", 1912 berichtet, die Pflanze selbst wurde aber nicht weiter untersucht. Im September 1919 konnten aber sehr zahlreiche Exemplare in der Umgebung von Venlo eingesammelt werden, diesmal unweit *Genooi*, etwa 1 KM. von der Maas entfernt, wo die Pflänzchen bisweilen in fast reinen Rasen wachsen. Als Begleitpflanzen fanden sich an diesem Standort (einem moorigen Waldweg) *Alicularia geoscypha*, *Cephalozia Francisci*, *C. connivens*, *Gymnocolea inflata* und *Haplozia crenulata*. Zwischen den kleinen Stämmchen wachsen häufig *Microcoleus terrestris*, *Zygogonium ericetorum* und viele Pilzhyphen.

Ende September und Anfang Oktober erreicht *Haplozia caespiticia* das Maximum ihrer vegetatieven Entwickelung. Alsbald aber wird sie von anderen Moosen und Lebermoosen überwachsen und ist im Januar kaum wiederzufinden.

Sie würde auch in ihrem üppigsten Entwicklungszustand schwierig zu unterscheiden sein, wenn nicht die Stengelspitze häufig zu einem kugeligen Brutkörnerbehälter angeschwollen wäre. Dadurch unterscheidet sich diese Art sofort von ihren Verwandten und von allen übrigen Jungermannien. Merkwürdigerweise sind diese Brutkörnerbehälter zum ersten Male *richtig* erkannt und beschrieben im Jahre 1911 von Hans Buch[1]); in allen früheren Diagnosen wird einfach von Brutkörnerköpfchen oder Spreuköpfchen gesprochen, was nur dadurch verständlich wird, dass trockenes Herbarmaterial als Grundlage für diese Beschreibungen gedient hat[2]). Buch had die endogene Entwickelung dieser Brutkörner richtig erkannt, was an frischem Material auch leicht gelingt, an trockenem Material aber kaum möglich ist.

Als weiteres Merkmal, wodurch auch Pflänzchen ohne Brutkörnerbehälter leicht und sicher von anderen Arten zu unterscheiden sind, nennen wir die besonders groszen Oelkörper. Sie gehören zu den grószten, welche überhaupt bei Lebermoosen vorkommen. Am schönsten ausgebildet sind sie in den Blattzellen, worin sich, mit seltenen Ausnahmen, 1—3 solcher Oelkörper entwickeln. Ihre Länge beträgt 18—34 μ, ihre Breite 11—19 μ. Die Blattzellen sind ebenfalls sehr grosz, vier- bis sechseckig, in der Blattmitte etwa 40—60 μ, am Blattrande 30—40 μ im Durchmesser. Die gröszeren Oelkörper nehmen häufig die ganze Breite einer Zelle ein. Wenn mehrere Oelkörper in einer

[1]) Hans Buch. Über die Brutorgane der Lebermoose. Helsingfors 1911. S. 8.

[2]) In seiner „Vergl. Morphologie der Pflanzen. Teil I S. 119 ff.", sagt Velenovský: „Dieselbe bildet eine ganze, in den Endblättern wie in einer Hülle verborgenen Kugel grüner Zellkörper. Diese Erscheinung hat für die genannte Art spezifische Bedeutung." In der Fussnote sagt er: „Es ist verwunderlich, dass sie von anderen Bryologen nicht beschrieben wird."

Zelle ausgebildet sind, haben sie entsprechend geringere Grösze, etwa 18—20 μ Länge und 11—13 μ Breite. In den Zellen des Perianths kommen bis sechs Oelkörper vor, welche das Zelllumen fast ganz ausfüllen. In vereinzelten Fällen wurden bis 20 kleine Oelkörper in einer Zelle beobachtet.

In den Stengelzellen sind die Oelkörper erheblich kleiner und können mitunter auch ganz fehlen. Ebenso fehlen sie in den Protonemazellen.

Die einzelnen Oeltröpfchen sind leicht zu unterscheiden. In jungen Blättern sind diese Oeltröpfchen winzig, wodurch der ganze Oelkörper granuliert erscheint. Später fliesze n einzelnen Oeltröpfchen zusammen und bilden mehr oder weniger ansehnlichen Oelkügelchen. Bekanntlich zeigen die Oeltröpfchen der Oelkörper, welche durch Druck desorganisiert oder durch chemische Agenzien angegriffen sind, die Brown'sche Molekularbewegung. Das ist bei den groszen Oelkörpern von *Haplozia caespiticia* besonders schön zu beobachten. In den jungen Blattzellen, welche eben vollkommen ausgebildeten Oelkörper enthalten, bewegen sich die winzigen Oeltröpfchen sehr schnell, während die gröszeren Oelkügelchen der älteren Oelkörper sich entsprechend langsamer bewegen. Die noch gröszeren Oelmassen, welche sich mitunter in alten Oelkörpern vorfinden, werden nur träge durch den Ansprall der zahllosen kleineren Oeltröpfchen hin und her bewegt.

Auch spontan kann Desorganisation der Oelkörper eintreten. In der Zelle finden sich dann zahlreiche Oeltröpfchen und Oelkugeln.

Bei *Haplozia caespiticia* gelingt es, die Oelkörper mit Methylgrün-Essigsäure tiefblau zu färben. In solchen gefärbten Preparaten (welche nicht haltbar sind!) sehen wir auch den kleinen Zellkern meistens neben dem Oelkörper liegen. Die Angaben der Floren über das Fehlen von Eckverdickungen und Kutikularstreifungen sind in ihrer

Allgemeinheit nicht richtig. Besonders die Eckverdickungen kommen ziemlich häufig vor, sie sind aber nie stark und fehlen den Randzellen fast immer, während sie bei *Haplozia crenulata* eben an diesen Randzellen so auffällig sind. Die Kutikularstreifungen sind immer sehr schwach, länglich elliptisch bis linienförmig.

Die groszen Blattzellen mit ihren groszen Oelkörpern sind wohl Ursache der eigentümlichen Farbe der *Haplozia caespiticia*. Aeltere Pflänzchen aus der Umgebung von Venlo hatten immer die Farbe von angefeuchtetem Cr_2O_3, jüngere Pflänzchen sind heller grün, die von mir aus Brutkörnern gezüchteten Pflänzchen sind sogar sehr freudig grün, aber alle Pflänzchen haben einen eigentümlichen fettig-schimmerenden Glanz, der, wie mikroskopische Beobachtung bei auffallendem Lichte lehrt, auch hier von den Oelkörpern herrührt.

Die Blätter sind bei den eingesammelten Pflanzen rundlich, mit breiter Basis schräg angeheftet. Amphigastrien fehlen an den sterielen Stengelchen oder sie sind sehr schmal und pfriemlich, aus kaum 10 Zellen gebildet. Die Amphigastrien des Perianths sind etwas breiter, sie bestehen aus etwa 15 Zellen und schlieszen mit einer keulenförmigen Schleimpapille ab.

Die Rhizoïden sind lang und wasserhell, sie stehen in kleinen Büscheln, sind nur selten verpilzt, aber sehr häufig geknickt und an den scharf eingebogenen Stellen verdickt. Dann und wann findet man stark keulenförmig angeschwollenen Spitzen, welche dann mit Pilzhyphen gefüllt sind.

Haplozia caespiticia gehört zu den *sehr* wenigen Jungermanniales mit endogenen Brutkörnern. Bekanntlich hat Goebel die Bildung von groszen, grünen Brutkörnern bei *Aneura* beobachtet. In einer Thalluszelle entsteht dann nur ein zweizelliges Brutkorn, welches später, nach Zerreissen der umhüllenden Zellwand, ausschlüpft. Ich

möchte hier nochmals weisen auf die von mir[1]) beobachteten einzelligen „Dauerzellen" von *Alicularia scalaris*, welche mit den Brutkörnern von *Aneura* vielfach übereinstimmen. Sie entstehen aber in diesen *Alicularia*-Blätter nur unter sehr ungünstigen Vegetationsbedingungen, in meinen Kulturen z.B. nur dann, wenn ganze Rasen einige Monate lang unter Wasser kultiviert wurden. Dabei sterben die Pflanzen ganz ab; nur in sehr vereinzelten und zerstreuten Zellen teilen sich die Chlorophylkörner lebhaft, die ganze Zelle rundet sich etwas ab, und es entsteht so eine lebhaft grün gefärbte, kugelige oder längliche Zelle, welche sich unter günstigen Umstanden in zwei gleich groszen Zellen teilen. Eine weitere Entwickelung konnte damals nicht beobachtet werden, was wohl der ungenügend langen Kulturzeit zuzuschreiben ist.

De Brutkörner von *Haplozia* sind ganz anderer Natur. Sie entstehen zu Hunderten an der Spitze des Stämmchens, aber auch hier nur dann, wenn die Vegetationsbedingungen etwas ungünstiger werden. Dann aber entstehen sie leicht und reichlich, z.B. auch an den Regenerationssprossen, an den zahlreichen Seitenzweigen und, was besonders interessant ist, auch *am Protonema*.

Buch hat (l. c.) nur die Bildung von Brutkörnern in den Zellen der Stengelspitze beobachtet und sagt ausdrücklich, dasz die Blattzellen nicht an der Brutzellenbildung teilnehmen. Von mir wurden aber auch zahlreiche Blätter beobachtet, deren Zellen wenigstens teilweise Brutkörner gebildet hatten. Diese Blattzellen sind sogar für das Studium der Entstehungsweise der Brutkörner besonders geeignet.

Am häufigsten sind es Zellen an der Basis oder aus der Mitte von vollständig ausgebildeten Blättern, welche

---

[1]) Garjeanne. Der Einflusz des Wassers auf Alicularia scalaris. Beih. z. Bot. Centralbl. Bnd. XXXI (1914) S. 410 ff.

zur Brutkörnerbildung schreiten. Immerhin sind es nur die Blätter in der Umgebung der brutkörnerbildenden Stengelspitze, worin Brutkörner entstehen. Die Blattzelle teilt sich dabei erst in zwei gleichgrosze Zellen, jede Zelle teilt sich dann abermals und zwar meistens so, dasz die beiden neuen Zellwände senkrecht aufeinander stehen (Fig. 1). Form und Lage der Mutterzelle können kleine Änderungen in der Entstehungsweise der neuen Zellen hervorrufen. So kann z.B. eine der beiden aus der Mutterzelle gebildeten Zellen weiter ungeteilt bleiben oder die Zellwände der zweiten Teilung liegen in einer Fläche, wodurch die Mutterzelle in vier Quadranten geteilt wird.

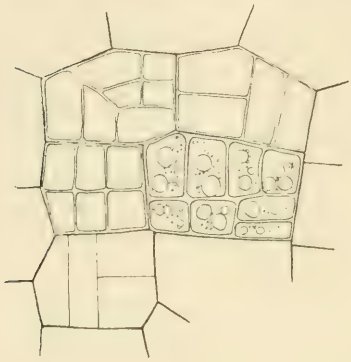


Fig. 1.

Die vier Töchterzellen können sich abermals teilen, sodasz schlieszlich 8 Zellen und nur sehr selten mehr als 8 Zellen entstehen. Die regelmäszigsten sind die Teilungen in kubischen oder prismatischen Zellen; stärkere Abweichungen von dieser Form der Mutterzelle haben auch Abweichungen in den Teilungen zur Folge. Fig. 1 zeigt fünf nebeneinander liegende Blattzellen in verschiedenen Teilungsstadien.

Vor Anfang der Teilungen scheinen die Oelkörper zu verschwinden, oder sie verbleiben in einer der Töchterzellen, welche sich dann nicht weiter teilt. Wie und wann die Desorganisation der Oelkörper eintritt, konnte nicht bestimmt werden; sie scheint in sehr kurzer Zeit stattzufinden. In der Mutterzelle und auch in den daraus entstandenen Töchterzellen sind zahlreiche kugeligen Oeltröpfchen von sehr variabeler Grösze vorhanden, welche sich auch in den fertigen Brutkörnern vorfinden. Diese

Oelkugeln sind nicht, wie die Oelkörper, zusammengesetzt, sie sind wasserhell oder schwach grünlich schimmernd und haben wohl die Bedeutung von Reservestoffen, weil sie bei der Keimung der Brutkörner langsam verschwinden.

Wenn sich die Brutkörner fertig ausgebildet haben, tritt Verschleimung der Mittellamelle der Trennungswände ein. Jedes Brutkorn bleibt dann von einer ganz dünnen Zellwand umgeben, welche in Kalilauge kaum aufquillt. Die Brutkörner runden sich dabei etwas ab und stellen schlieszlich einzellige Körner von sehr verschiedener Form dar, wobei aber rechteckige oder schwach keilförmige Zellen mit abgerundeten Ecken vorherrschen. Eine Blattzelle mit abnormal zahlreichen, ellipsoïdischen und kugeligen Brutkörnern zeigt Fig. 2. Neben den Brutkörnern sind noch Desorganisationsprodukte von Protoplasma und Chlorophyllkörnern vorhanden. Solche Bildungen sind aber selten.

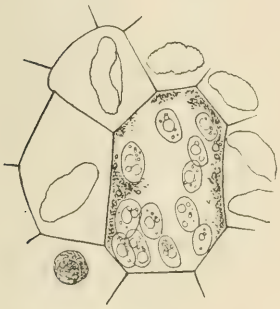


Fig. 2.

Die fertigen Brutkörner sind 9 bis 18,5 μ lang und entsprechend breit. Die Entstehung der kugeligen Stammspitzen, welche mit Brutkörnern gefüllt sind, hat Buch schon kurz beschrieben. Er fand die obersten Internodien des Stengelchens kugelig angeschwollen und gänzlich in Brutkörner-Mutterzellen aufgeteilt. Aus diesen Mutterzellen entstehen dann nach Buch, nur 2 bis 4 Brutkörner, welche später ausschlüpfen. Dabei zeigen die Reste der Trennungswände eine eigentümliche wabige Struktur.

So leicht es ist, die Entstehung und die weitere Ausbildung der Brutkörner in Blattzellen an lebendigem Material zu verfolgen, so schwierig ist es, dieselben Beobachtungen an den Stengelspitzen zu machen. Die fertigen Brutkörnerköpfchen sind meistens von einigen Blättern eingehüllt,

sie sind undurchscheinend und beim Zerquetschen unter Deckglas quellen sofort zahllos viele Brutkörner hervor, welche erst entfernt werden müssen um die unversehrt gebliebenen Zellen beobachten zu können. Diese Quetschpreparate sind jedoch meistens besser als Schnitte. Bei Mikrotomschnitten aus in Flemming'scher Lösung fixirtem Material fallen die Brutkörner aus den Zellen heraus, wodurch solche Preparate, wenigstens für den fertigen Zustand, von geringer Bedeutung sind.

Wir können an geeigneten Quetschpreparaten oder auf Querschnitten beobachten, dasz die äuszere Zellschicht keine Brutkörner bildet. Diese Zellschicht bildet gleichsam eine Wandung um die viele Brutkörner enthaltenden inneren Zellen des Stengelköpfchens. Die Brutkörnermutterzellen entstehen hier wie bei den Blättern durch Teilung von schon fertig ausgebildeten Zellen des Stammscheitels und zwar, wie schon Buch beobachtete, in basipetaler Folge. Nach unten ist das ganze Komplex der Mutterzellen scharf gegen die viel gröszeren normalen Stengelzellen abgegrenzt.

Fig. 3.

Fig. 3 stellt einen Teil einer vertikalen Längschnitt durch die Basis eines halbreifen Brutkörnerköpfchen dar. Die fertig ausgebildeten Brutkörner sind den in den Blättern entstandenen vollkommen gleich. Beim Ausschlüpfen verschleimen jedoch die Mittellamellen nicht vollständig.

In der Natur findet das Ausschlüpfen gegen den Winter statt, denn noch Ende Oktober oder Anfang November findet man die noch ganz intakten Brutkörnerköpfchen. Wird das Köpchen auf irgend einer Weise verletzt, so quellen alsbald die Brutkörner hervor. Wie schon Buch

beobachtete, geschieht das mit kurzen Rucken und besonders nach Benetzung werden die meisten Brutkörner sehr schnell hinausbefördert. Die ganze Brutkörnermenge bildet dann eine etwas breiige Masse, welche zwischen den Resten der Aussenwand und den oberen Blättern des Stengelchens liegt. Da *Haploria caespiticia* an feuchten Stellen wächst, werden die Brutkörner leicht durch das Wasser weiter verbreitet.

Es scheint aber, dasz noch eine andere Weise der Brutkörner-Verbreitung in der Natur vorkommt. Das ganze Brutkörnerköpfchen wird namentlich leicht abgerissen; das Köpfchen selbst ist ziemlich hart und resistenter als die darunter liegenden Zellen des Stengelchens.

Werden Rasen von *Haplozia caespiticia* nach Regentagen im Herbst eingesammelt, so findet man hin und wieder abgerissene Brutkörnerköpfchen, welche vom Regenwasser fortgeschwemmt werden können.

Trockene Haplozia-pflänzchen schrumpfen stark zusammen und werden so viel dunkler, dasz sie sich kaum mehr von der Umgebung abheben und dadurch fast unauffindbar geworden sind.

Bei Kultur in Glasdosen entstehen an den meisten Stengelchen Seitensprosse, welche nur rudimentär beblättert sind. In diesen Blättern werden die Blattzellen fast ganz von einem groszen Oelkörper ausgefüllt. Wie schon vorher bemerkt, entstehen auch an diesen Seitenzweigen Brutkörnerköpfchen, welche sich durch ihre dunkelgrüne Farbe sofort bemerkbar machen.

Mit Brutkörnern verschiedener Herkunft wurden Kulturen angelegt. Sie gelingen weitaus am Besten, wenn die Brutkörner auf Torfstückchen, welche mit Pfeffer'scher oder v. d. Crone'scher Nährlösung durchtränkt waren, ausgesäet wurden und sich dann in Kristallisierschalen weiter entwickeln können. Verdünnte Nährlösung gibt gleich gute Resultate. Agar-agar ist als Substrat weniger

geeignet, die mit den Brutkörnern zu gleicher Zeit ausgesäeten Algen und Pilzsporen wachsen schneller und besser als die Brutkörner selbst, und die meisten Agarkulturen wurden schlieszlich freudig grün von den vielen Algenkoloniën. Kulturen auf Gartenerde miszlangen ganz.

Die ersten Torfkulturen wurden am 12 November 1919 angelegt. Es zeigt sich alsbald, dasz die Brutkörner nur äuszerst langsam keimen. Erst am 30 Nov. konnte an 2 Brutkörnern beobachtet werden, dasz sie sich geteilt hatten und dabei ihre eckige Form in eine Kugelige geändert hatten. Am 17 Januar 1920 waren fast sämtliche Brutkörner zu Kugeln aufgeschwollen. Das Reservefett ist

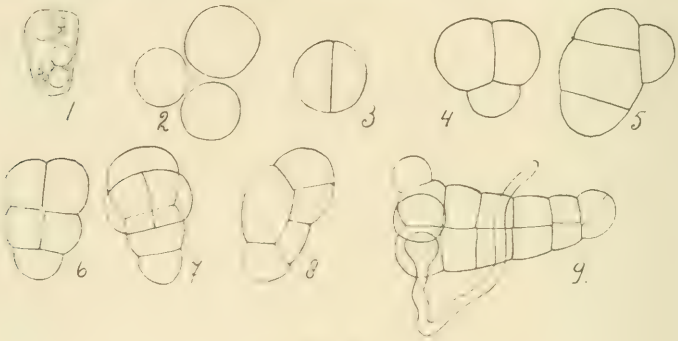


Fig. 4.

dabei fast gänzlich unsichtbar geworden, die wenigen bleichgrünen Chlorophyllkörner haben sich aber stark vermehrt und sind jetzt üppig grün. Neben zweizelligen und einigen wenigen dreizelligen Stadien fand sich auch vereinzelt ein vierzelliges Stadium (Fig. 4).

Erst Anfang Februar findet man sowohl in den Torfkulturen als auf Agar-agar weitere Teilungsstadien. Diese protonematischen Gebilde sind freudig grün, mit groszen, scheibenförmigen, stärkereichen Chlorophyllkörnern, aber ohne die eigentümlichen Oelkörper. Ihre Form ist sehr verschieden, meistens sind es längliche Zellkomplexe, die

aus etwa vier neben einander liegenden Zellreihen bestehen und mit einigen Rhizoiden am Substrat geheftet sind (Fig. 4).

Auch dieses Protonema ist schon im Stande, Brutkörnerköpfchen zu bilden. Ein solches Köpfchen, von oben gesehen, ist in Fig. 5a abgebildet, während Fig. 5b ein aus einem Brutkorn entstandenes Protonema darstellt, woran sich ein Brutkörnerköpfchen gebildet hat. Letzteres ist aufgeplatzt, die ausgeschlüpften Brutkörner sind hier nicht eckig, sondern abgerundet. Der gegenseitige Druck, welcher die eckige Gestalt der Brutkörner aus den groszen Köpchen verursacht, ist bei diesen Protonema-Köpfchen wohl geringer.

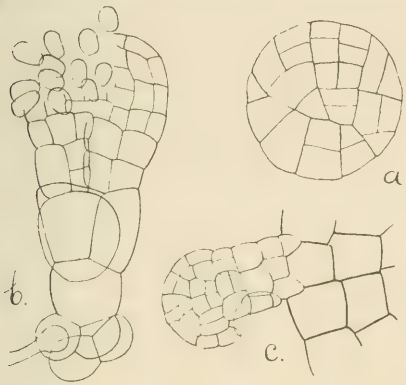


Fig. 5.

Schon gegen Ende April hatten sich lebhaft grüne *Haplozia*-räschen auf den Torfstücken entwickelt. Diese in feuchter Luft gewachsenen Exemplare unterscheiden sich aber habituell sehr von den in der Natur eingesammelten Pflanzen. Erstens wachsen sie aufrecht statt horizontal, was aber bei vielen in feuchter Luft kultivierten Lebermoosen vorkommt. Statt den abgerundeten Blättern kommen jetzt aber *an der Spitze zweiteilige* Blätter vor. Wenn die charakteristischen Oelkörper die Pflanzen nicht sofort als *Haplozia caespiticia* kennzeichneten, würde man glauben ein ganz anderes Lebermoos vor sich zu haben. Fig. 6 zeigt bei b solch ein eigentümliches Haplozia-Exemplar. Neben Blättern mit zweiteiliger Spitze kommen auch eckige und mehrfach geteilte Blätter vor. Einige Formen sind in Fig. 6c gezeichnet. Im übrigen sind diese

Pflänzchen schön und kräftig gewachsen, sie bilden Antheridien und Perianthen, aber keine Brutkörnerköpfchen. Diese zeigen sich erst in austrocknenden, weniger üppigen Pflänzchen.

Wie bei fast allen anderen Lebermoosen entstehen auch bei *Haplozia caespiticia* an abgeschnittenen Blättern und Stengelstücken leicht Regenerationssprosse, welche mit den für viele andere Jungermannien beschriebenen Sprossen hauptsächlich übereinstimmen. Bisweilen entstehen aus den Blattzellen wasserhelle Zellfäden mit chlorophyllreicher Spitze. Es ist kaum überrasschend, dasz auch an diesen Regenerationssprossen Brutkörnerköpfchen vorkommen. Fig. 5c zeigt solch einen Regenerationssprosz, aus einer Randzelle gebildet, der ein kleines Brutkörnerköpfchen trägt.

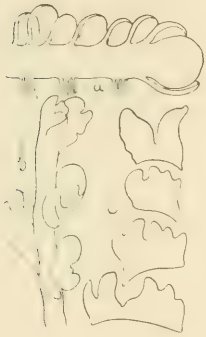


Fig. 6.

Merkwürdig ist es, dasz *Haplozia caespiticia*, welche sich so ausgiebig vegetativ vermehren kann (auch Sporogoniën sind nicht selten) zu den seltenen Lebermoosen gehört. Die Art scheint die Konkurrenz anderer Moosen und Lebermoosen nur schwierig ertragen zu können, was z. T. der langsamen Keimung der Brutkörner zuzuschreiben ist.

Kurz zusammenfassend finden wir:

1. *Haplozia caespiticia* unterscheidet sich von allen anderen europäischen Jungermanniales durch ihre sehr grosze Oelkörper. (Länge bis 34 μ, Breite bis 19 μ.)

2. Die Ecken der Blattzellwände sind zwar meistens unverdickt, doch kommen auch kleine Eckverdickungen vor, ebenso schwache Kutikularstreifungen.

3. Es entstehen endogene Brutkörner in Blattzellen, in der angeschwollenen Stengelspitze, an Seitenzweigen, Regenerationssprossen und am Protonema. Die Brutkörnermutterzellen entstehen in den Brutkörnerköpfchen und

in den Blattzellen durch wiederholte Teilung bereits ausgewachsener Zellen. Die Brutkörner werden frei durch Verschleimung von Mittellamellen oder von ganzen Zellwänden und rückweise hinausbefördert.

4. Bei der Keimung der Brutkörner runden sie sich erst ab, das Reservefett wird mobilisiert, die Körner werden chlorophyllreich und fangen dann an sich zu teilen. Hierbei entstehen vielzellige Protonemen, welche Brutkörnerköpfchen zu bilden im Stande sind.

5. Bei Kultur auf Torfstücken in Glasdosen entstehen aus den Brutkörnern Plänzchen, welche statt der rundlichen Blätter der normalen Pflanze, zweiteilige oder sonstwie eingeschnittene Blätter haben. Diese Pflanzen sind orthotrop, statt plagiotrop.

FIGURENERKLÄRUNG.

Fig. 1. Fünf Blattzellen mit Brutkörnerbildung in verschiedenen Stadien. × 300.

Fig. 2. Eine grosze Blattzelle mit Brutkörnern. Die Zwischenwände sind verquollen. Neben den Brutkörnern Reste von Protoplasma, Chlorophyllkörnern u.s.w. × 300.

Fig. 3. Längsschnitt von der Basis eines Brutkörnerköpfchens, mit „sterilen" Wandzellen und basalen Zellen. × 200.

Fig. 4. 1. Brutkorn. 2. Erste Keimungsstadien. 3. Zweizelliges, 4. Dreizelliges, 5. Vierzelliges, 6, 7, 8. Fünfzelliges, 9. Mehrzelliges Stadium, letzteres mit Rhizoid. Etwa 200 ×.

Fig. 5. *a*. Ein protonema-bürtiges Brutkörnerköpfchen von oben gesehen. *b*. Ein solches Köpfchen aufgeplatzt, mit Brutkörnern. *c*. Regenerationssprosz am Blattrande mit Brutkörnerköpfchen. × 200.

Fig. 6. *a*. Umrisz eines normalen Stengelchens mit abgeschnittenen Rhizoiden und mit Brutkörnerköpfchen. *b*. Orthotroper Stengel aus einer Torfkultur, mit gelappten Blättern. *c*. Zwei- und mehrteilige Blätter. × 10.

SOMMAIRE.

C. Spruit P.P.zoon. The influence of electrolytes on the tactical movements of Chlamydomonas variabilis Dangeard. With 6 Textfig. 129

A. J. M. Garjeanne. Ueber Haplozia caespiticia Dum. Mit 6 Textfig. . . 205

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais,

publié par

la Société botanique néerlandaise et les Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam, de Groningue et d'Utrecht et de l'Université technique de Delft,

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt, Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XVII. Livraison 4.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden, overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

M. de Waal. — 1920. — Groningue.

Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments

by

H. R. M. DE HAAN.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

CHAPTER I.

Introduction.

The question about the morphological value of the ovule, has long been the subject of investigation and discussion, but a decisive answer is stil waited for. The first step to be done in order to throw light on this problem, is to determine to which category of organs, shoot, root or leaf, it can be classified as a whole. Especially during the nineteenth century there has been a good deal of disputing about this subject and nearly all morphologists have occupied themselves more or less with this question.

Finely their conceptions and opinions settled on three theories, which are to be mentioned later on, but nobody could give such convincing arguments, that one theory was accepted every where.

Gradually, however, the botanists have adopted the principal idea of one of those theories, and now-a-days it is generally granted, that the ovule is borne by a leaf, at least belongs to it, but a correct interpretation of the nature and the origin of both integuments and the nucellus is very little certain.

FEB 16 1921

The investigations concerning the ovule started from the conditions of the Angiosperms and in order to state the nature of nucellus and integuments, five different methods were used, viz. the ontogeny, the anatomy, the topographical-morphology, the phylogeny and the teratology.

As to the ontogeny, this is often of very little importance for plants in general, as the organs after passing through a long phylogenetical development unfold immediately or grow into the now existing form, without repeating more or less their phylogeny, as is often the case in the animal kingdom. In most cases we see the origin of the ovule as a small papillate protrusion, around which both integuments originate and develop as annular walls in basipetal succession.

Though the ontogeny itself gives little occasion of research, so much the more several botanists made use of teratologicals. There is much difference of opinion about the value we may attach to such deviations and it occurs rather often that investigators are willing to take teratologicals into consideration, when they are useful in the authors argumentation, whereas they are rejected, when in contradiction to their statement. Therefore it is necessary to make a very cautious use of them, and we may only speak with certainty of retrogressive metamorphoses when deviations are found, clearly indicating a lower state of development as is already known in related plants, less far advanced in evolution. In this case they are of great importance and we owe many links of relation and origin to the observation of these teratologicals.

A great value was always attached to what we may call the topographical morphology, according to which an organ can be determined by the place where it occurs on the plant. To give an example, the ovules of the *Primulaceae*, which are borne on an axial placenta, are

sometimes said to belong to the shoot, whereas the parietal or marginal ovules, such as are found in the greater part of the other Angiosperms, are considered as parts of a leaf.

It is especially van Tieghem and his followers, who have treated the anatomical method, and recently also many English botanists attach a great value to the vascular-supply, and form their morphological conclusions accordingly. However constant the vascular-supply may be in many cases, we may not, as to my opinion, lose sight of the fact that these organs are always secondary, that a leaf does not originate for the sake of a vascular bundle, but that a vascular bundle has the function to supply the leaf. And though it may be possible that in many cases the remaining vascular bundles indicate the place of reduced organs they supplied, and thus can be used to sustain the other arguments, it is not allowed to make far-reaching conclusions from the vascular-supply alone.

Finely the phylogeny though acknowledged as being of great importance, has hardly been used by any of the former botanists. No one has treated the subject in comparing the same organs of the different divisions of the vegetable kingdom to its utmost consequence, which indeed was not possible in that time through lack of sufficient material. At most the results obtained by a comparison of the higher- with the lower-developed plants, were accepted as a proof of a once founded theory.

And yet this manner of research, sustained by the study of obvious retrogressive deviations, is the most certain mean to determine morphological values.

It is true that Čelakovsky takes the phylogeny into consideration but his views are wholly based on teratologicals and „Vergrünungsgeschichten" without accounting for wether these deviations are really retrogressive. Though he acknowledges (33) p. 169 the difficulty of

knowing for certain to which cause the deviations are to be attributed and which consequences may be concluded from, he starts entirely from the supposition that his „ovulum-antholysen" are „Rückschlagserscheinungen".

According to these methods of investigation, but chiefly by means of the three first ones, the three groups of opinions mentioned in the beginning were formed. Worsdell in his paper „On the structure and morphology of the ovule" (180) has given a review on these different theories, in which the ovule is said to have the value of a bud or of a leaf, or cannot be classified at all in one of those catagories, and which theories can be indicated for shortness' sake respectively as the axial, foliolar and sui-generis theory.

For a more detailed treatment I can refer to this excellent article of Worsdell, and I will confine myself to mention only the contents and the names of the followers of those views:

Axial theory.

The nucellus is of the nature of a bud and both integuments are its lateral foliar appendages St. Hilaire, Schleiden (129), Payer, Braun, Peyritsch, Pearson (113).

Foliolar theory.

The ovule belongs morphologically to the category of the phyllome; the nucellus is of the nature of an emergence, borne on the upper surface of a leaflet of the carpel, whereas the integuments are the fused lateral lobes of the same segment of the female sporophyll.

Brogniart (26), R. Brown (28), Caspary, Cramer (53), Prantl, Warming, Čelakovský.

Sui Generis theory.

The ovule is an independent structure, borne either on cauline or foliar organs. The integuments are new formations around the nucelles.

Schmitz (130), Sachs (124), Strasburger (150), Goebel (68), Balfour.

As is proved by his treatment of this subject, Worsdell too is an upholder of the second theory, which is based for the greater part on the investigations of Čelakovsky. The latter has adopted his opinions as to the foliar origin of the integuments, in consequence of a great number of the above mentioned Antholysen of ovules.

And really it is no wonder that, where he has found several cases (*Anagallis, Dictamnus, Alliaria, Hesperis, Trifolium* a.o.) in which both integuments are proliferated more or less and appear to be the fused lobes of a leaflet of the carpel, the nucellus originating on this lobe, like an emergence or like a sporange, it has become his conviction that both integuments are nothing but slips of the carpel: „Das verlaubte blattbürtige Eichen ist also ganz gewiss ein wirklicher Blatttheil, ein Fiederblättchen des Carpells, und da der morphologische Werth eines jeden der drei morphologischen Grundgebilde eines differenzirten Sprosses, nämlich des Kauloms, Phylloms und Epiblastems durch keine Metamorphose, also auch nicht durch die rückschreitende abgeändert werden kann, so ist auch das normale behüllte Eichen einem Carpellar-Fiederblättchen aequivalent" (33) p. 201.

The axial ovules of the *Primulaceae* too were proliferated and at the end of his article he says: „die behüllten Eichen sind immer und überall metamorphosirte Blattsprossungen oder Blattfiedern der Carpelle, entweder des Blattkörpers selbst (sogenannte blattbürtige Eichen) oder der Blattsohle (sogenannte axenbürtige Eichen): Selbständige Ovularblätter giebt es nicht."

„Aus diesem Satze folgt schon, dass die Hülle des Eikerns der Coniferen kein Integument sein kann, denn wäre sie

es, so müsste man nach dem zugehörigen Carpelle fragen, welches aber nicht vorhanden ist" p. 230 [1]).

And somewhat further: „Wir dürfen nunmehr ganz allgemein sagen, dass alle Eichen, behüllte und unbehüllte auf einem Fruchtblatte entspringen oder von ihm abhängig sind. Kein Eichen ohne Carpell" (p. 232). After having stated this axioma Celakovsky (40) tries to homologize the integument of the Angiosperms with the sporange-envelopments of the lower plants. In the first place he makes a comparison between the indusium of the ferns and the integument, and though it seems rather unjustifiable to connect in a direct way, a leaflet of a fern with a carpel from an ordinary flower, he yet says according to a comparison with a proliferated ovule of *Hesperis* „Somit ist auch der Blattzipfel eines Farnblattes, der das Indusium (den Schleier) auf seiner Unterseite trägt, das Aequivalent des äusseren Ovularinteguments von *Hesperis*" (p. 304).

His further papers, published on this subject, amount to this, that he wants to defend the theory he once put forth, and though he gives many sagacious proofs, the suppositions from which he starts are not quite certain, so that his method of investigation is the exact counterpart of what would be desirable in this case. For in stead of controling a same organ in its phylogenetical development from low to high, he first states the morphological value of nucellus and integument in their highest degree of development and then he puts the organs of lower plants aequivalent to them.

As I said already in the beginning it seems to me the weak point in Čelakovsky's theory, that he has immediately assumed, that the proliferations of the Angiosperms would be retrogressive phenomena. Though lateron he begins to doubt this view and agrees with the possibility,

[1]) Lateron he is obliged to accept an integument in the Conifers.

that the proliferations could be progressive deviations, he doesnot change his opinions accordingly.

In this supposition his theory is not sufficiently established, for if this be true, a virescent condition can never throw light on the phylogenetical origin; a comparative investigation only can do this.

Now it is just in the latter half of the last century that new ways are opened for this comparative method by the discovery and accurate descriptions of fossil seeds. And almost independent of the discussed theories, which were founded for the greater part by German botanists, the question concerning the origin of the integument has been treated in England from a quite different point of view on account of discoveries such as *Lagenostoma Lomaxi, Trigonocarpus* a.o.

It is especially Miss Benson (15) who has given a quite new theory, being led to this in comparing the seed *Lagenostoma Lomaxi* with the microsporange *Telangium Scotti*, which is probably borne as well as *Lagenostoma* by *Lyginodendron Oldhamium*.

For the description of *Lagenostoma* I may refer to a following chapter of my paper, where the several seeds are described separately. Of *Telangium Scotti* I will cite here the diagnose given by Miss Benson herself (p. 162).

„Fertile and barren pinnae dissimilar; fertile pinnae represented by synangia only; synangia borne at the entremity of the ultimate ramifications of rachis, composed of 6—12 sporangia which taper to the apex and are united primarily for almost their whole length to form a body which is continued into a sterile base of decreasing diameter through which runs longitudinally a single vascular strand. Each sporange ultimately becomes almost free from the others by septicidal dehiscence and liberates large spores from a ventral suture."

Everyone, who compares both organs with one another,

will be struck by the resemblance in organisation of the synangium *Telangium* on the one hand and the seed on the other.

„The chambers surrounding the nucellus seem to represent its sister sporangia, which have become sterile, the large-celled, thin-walled tissue and delicate vascular strand being all that represents the ancestral sporogenous tissue; while the micropyle corresponds with the original space between the tips of the sporangia. The seed in fact is assumed to be a synangium in which all but one of the sporangia are sterile, and form an integument to the one fertile sporange which has become a megasporange with one large megaspore. In *Lagenostoma physoides* the integumental ridges are continued into tapering tentacles around the micropyle, and this still further accentuates the resemblance to a sorus" (p. 169). „Hence we have only to imagine that one of the sporangia of a sorus of eight or ten sporangia gradually evolved megaspory, and that the remaining seven or nine sporangia became a sterile envelope" (p. 169).

Here we have the whole so-called synangial-theory, which is based entirely on the undeniable resemblance between a synange and a seed, but which has this great disadvantage, that nothing of it is duely established and that the evidence of the facts is too meagre, to allow the drawing of such far reaching conclusions.

It occurs in several fern-sori, that some synangia remain sterile and are scattered amongst the others as paraphyses, but that the middle-one should always be fertile and the surrounding sporangia sterile, to form a closed outer envelopment, is quite unknown as a rule in any plant.

Oliver (104) therefore opposes this opinion of Miss Benson and regards the integument as being a new structure. He compares the fructifications of the Pteridosperms rather with those of *Lepidocarpon* and

Azolla, where an envelope occurs around the macrosporange as a new entirely independent annular covering.

„Though it may be premature to attempt to define in terms of stimulus and response the precise sequence of events that leads up to encasement, it will be readily admitted that a new departure such as the inception of the seed habit (where provision has to be made for the increased nutrive drain involved by the retention of the gametophyte) would be accompanied by nutrive disturbances that might easily favour the appearance of new formations" (p. 104).

Now that I have endeavoured to give some of the most important theories, concerning the origin and value of the integument, and to show how much these conceptions differ from one another, some questions are obvious viz.

1. The integuments of the Pteridosperms, Gymnosperms and Angiosperms are they comparable with one another, or is their origin polyphyletic.

2. If the integuments are homologous organs, are they also homologous with the indusium of the Ferns.

3. Is the integument composed of several units, which may be evident as ribs or sutures or as slips at the micropyle.

4. If the integument is composed of units, what is their value.

It is the intention of the present paper to try to solve these questions or at least to throw a new light on these problems. I shall therefore describe in the second chapter some of the most characteristic fructifications provided with an integument, attempting to mention the results of each investigation as objectively as possible, without falling into any subjective supposition.

Though in the descriptions of the palaeobotanical seeds no new observations are recalled, I have collected the data from the literature in the same order as the others, because they were not complete in any textbook.

In the third and last chapter, I will try to give a conclusion, based on a mutual comparison of these different seeds and ovules.

The material I used. I received partially from the Botanical Gardens of Lisbon, Rome and Buitenzorg, for which I desire to express my gratitude to the directors of those institutes. A thankful use I was enabled to make from a collection of dried seeds, present in the Botanical Laboratorium in Groningen.

Finely several specimens I could collect in the Hortus Botanicus of the fast mentioned University.

CHAPTER II.

Isoetales.

§ 1. *Isoetes.*

Literature: Smith (139).

The lowermost and outer leaves of the plant bear the microsporangia, those coming next are the megasporophylls, whereas the innermost ones are sterile.

The megasporange is borne on the broad base of the leaf below the ligule, and is attached to the base of a cavity in the leaf with a short stalklet. From this cavity at the side of the ligule an indusium or velum is stretched out above the sporange. Between the apex of this indusium and the border of the cavity in general a fissure is left, which sometimes is very narrow and then gives the impression of the micropyle of an ovule, which indeed induced Braun to use this name.

Lycopodiales.

§ 2. *Selaginella.*

Literature: Lyon (93).

The description of the normal spore-producing members of *Selaginella* falls outside the scope of this paper, but I

will call the attention to a remarkable condition, found in *Selaginella apus* by Miss Lyon (93). Here the fertilization takes place when the megaspore is still attached to the strobilus. This is the first step taken in the direction of a closer relation between the new generation and the mother-plant, which is still more accentuated in *Sel. rupestris:* „quite late in the development after the embryo has formed, the megasporangium becomes sunken in a shallow pit formed by the cushion-like upgrowth of the sporophyll around the pedicel (p. 125).

We have here the first indication in still living Lycopods of the formation of a seed-like organ, as is known already for the fossil *Lepidocarpon*.

§ 3. *Lepidocarpon*.

Literature; Oliver (99).

The axis of the megastrobilus bears in spiral order the sporophylls, which are bent up at their distal apex.

On the upper surface of the sporophyll the megasporange originates, in the mature condition enclosed by an indusium, growing up from the body of the sporophyll on both sides of the sporange. Both parts meet at the top, leaving a long fissure in the apical surface. At the proximal side of the sporange the indusium forms a closed wall, whereas in the distal portion it becomes entirely fused with the apex of the sporophyll. Inside the sporange, only one functional megaspore develops, filled in the ripe state with a prothallium. It then becomes detached from the plant with the sporophyll and the indusium like a seed.

The microsporanges too are partially enclosed in an integumental organ.

§ 4. *Miadesmia membranacea*, Bertrand.

Literature: Benson (13).

The megasporangiate strobilus is composed of an axis with several sporophylls.

At its base the fertile sporophyll has a groove in which the megasporange and a large and prominent ligule ly. Both are entirely covered by an indusium, arising in the proximal part of the leaf. Only at the apex of the sporange an aperture is left in the velum, which is surrounded by numerous hairs.

Within this thin membranaceous wall a single megaspore is found; in some cases the walls of the sporange and the containing megaspore were not to be distinguished, a feature comparable with a seed structure.

The microporanges were not provided with a velum or integument as it is called by Benson (13).

Pteridospermae.

§ 5. *Lagenostoma Lomaxi* Will.

Literature: Benson (14), Oliver and Scott (106, 107).
Figure: 107. pl. 4—10.
135. p. 57.

Lagenostoma Lomaxi is the seed of *Lyginodendron Oldhamium*, the greatest specimens reach a length of about 5,5 mM. with a diameter of 4,5 mM. They are attached to a pedicel and surrounded by an envelopment or cupule, which originates from the pedicel just below the base of the seed. In its lowest part the cupule envelopes the seed completely as a closed ribbed cup, but about half way up its height, it separates into a number of lobes or segments.

As regards the morphological value of the cupule, whether it has to be considered a sporophyll or a modified pinnule of a compound leaf, or an integument, I will discuss that later on. We may now consider the place where the seed was attached to the plant bearing it. Scott says about this (133). „We have seen that the structure of the pedicel shows that the seed-bearing organ formed part of a leaf. Evidence from closely allied species leaves no doubt that the seeds were borne on compound fronds or pinnae, only differing from the sterile foliage in the suppression of the laminae of the leaflets, or rather, perhaps, their modification to form cupules" (p. 393).

Characteristic are the great prominent multicelled glandular capitate hairs, which are found on the pedicel and cupule.

Within the cupule stands the seed properly, composed of a nucellus, enveloped by an integument. This integument or testa is concrescent with the nucellus to about four-fifths of its height. Round the apex of the nucellus it is free and forms the so-called canopy. In this region the integument is segmented by septa in about nine loculi or chambers, whilst lower, these septa disappear and make place for deep furrows in the inner surface. Gradnally these furrows dy out to the place of insertion of the canopy. The loculi of the canopy are filled with a delicate tissue, which is generally not preserved, and a single tracheal strand in each chamber.

Surrounding the micropyle small ridges can be seen, but as they overlie the well-marked septa between the chambers of the canopy, it is quite possible, as Oliver (104) remarks, that „they owe their prominence to post-mortem contraction or collapse of the filling-tissues of the chambers" (p. 105) and thus should not be mistaken for the unitlobes of the integument.

The outer side of the testa is formed by a closed layer

of palisade cells, which cloth the septa of the canopy at the upperside. On the outersurface of this layer, there are little black spots, which are sometimes covered by a thin membrane; perhaps they may be considered as the remainder of small cells on the outside of the palisade layer, which have segregated mucilage.

The rest of the integument is composed of layers of soft, often collapsed tissue, which has disappeared entirely in the centre of the nine canopy-loculi.

The pedicel contains a single vascular strand, which before entering the chalaza, lets off a number of branches into the cupule, running up its whole length into the segments. The bundle in the pedicel is concentric, whereas the branches in the cupule are becoming collateral, with a normal orientation of xylem and phloem.

After letting off the ring of vascular bundles into the cupule, the main bundle enters the chalaza and splits into nine separate branches, which run through the delicate tissue of the testa close to its surface and end in the loculi of the canopy. The chalaza itself is built up of a comparatively great mass of sclerotic tissue, its form being compared by Oliver (106) to a champagne glass. „The hollow in the sclerotic cushion has the form of a champagne glass, and as the bowl expands the entering bundle separates into the peripheral vascular strands, which run in the plane of the glass" (p. 207). In this cushion stands the nucellus, forming the central part of the seed, but of which the cells are collapsed and shrivelled. This mass of cells contains perhaps the softer layers of the integument.

The top of the nucellus, which is free from the integument forms the „lagenostome". This has the shape of a bottle, which stands sharply marked off on the vaulting of the nucellus, its neck reaching the micropyle. The centre of the lagenostome is occupied bij a cone of soft tissue, which, however, is not coherent with its

epidermis. Between this and the tissue, there is a cavity, which has undoubtedly been formed by the separation of the epidermis and the underlying tissue. This bell-shaped cavity is the pollen-chamber, in its lower part the pollen grains are found.

In the nucellus lies a megaspore containing a prothallium. As in all pteridospermous seeds an embryo has never been found.

---

§ 6. *Sphaerostoma ovale* Benson.

Literature: Benson (16).
Figure: 16 p. 3.

Sphaerostoma ovale formerly described by Williamson as *Conostoma ovale* and *intermedium*, is likely the seed of *Heterangium Grievii*.

The seed strongly resembles that of *Lyginodendron Oldhamium*, like the latter it is composed of an outer envelopment, the cupule (called by Miss Benson 'the outer integument') and a central portion, formed by the nucellus and an integument, which are concrescent for the greater part.

Without cupule the seed has a length of about 3,5 mM and a diameter of 2,2 mM. In transverse sections it seems to be round, except in the lower and upper part, where the form is more or less octagonal.

Mostly the cupule is no longer preserved so that for the present a minute description cannot be given. The tissue is much more regular than that of the integument and contains several vascular bundles, structure and number of which were difficult to observe. It is possible that at the top, just as in *Lagenostoma* it consisted of lobes, but in most transverse sections it was seen as a closed ring.

The integument is for three thirds of its height concrescent with the nucellus and a definite line of demarcation between them is not to be traced. At the top, where the integument is free from the nucellus, it forms the canopy, formed by eight segments.

At the outer side the integument is covered by a clearly marked epidermis, composed of oblong bricklike cells, that mostly bear papils at their outerside, which segregate mucilage. At the top near the micropyle, on the lobes of the canopy these cells change their forms and become very long, forming then the so-called „frill".

Under the epidermis is a layer of sclerotic cells, this hypoderma perhaps may be compared with the palisade-layer of *Lagenostoma*.

The nucellus is for its greater part filled up by the embryosac, and at its apical side it is dome-shaped, bearing the lagenostome, a hemi-sphaerical mass of tissue surrounded by the annular pollenchamber. In *Sphaerostoma* the pollenchamber has always been found closed, caused by a solid closure, made by the dome of the lagenostome, at the place where it stands on the nucellus. As is the case in *Lagenostoma* the pollenchamber is formed as a lysigen cavity.

In the pedicel under the plate of sclerotic fibres running beneath the chalaza as a continuation of the sclerenchyma of the integument there is a thin layer of tissue, in which the separation takes place, when the seed is ripe and is shed off. The cupule remains on the plant.

---

§ 7. *Physostoma elegans* Will.

Literature: Oliver (104).
Figure: 104. p. 76.

Physostoma elegans is an oblong seed and has a length

of about 6 mM. In transverse section it is almost round, but on account of the ten prominent ribs, running over the whole length, it obtains the form of a decagon. In the middle it has its greatest diameter.

The seed is built up of a testa and a central part the nucellus.

The testa forms a ribbed envelopment, at its lower part tightly closed, and concrescent with the nucellus, but in its apical region it becomes free and there it is divided into ten arms or tentacles, forming a ring around the nucellar apex. The ribs are less visible at the base, but higher they become more and more prominent, till at last they are continued in the entirely free tentacles. In these tentacles, which take up one-third of the whole length of the seed, *Physostoma* has a distinctive character, and is clearly distinguished from the other seeds, where at best, as in *Lagenostoma* and *Sphaerostoma*, the micropylar tube is formed by a ring of loculi, the canopy, which probably indicates an original ring of arms or lobes, but which are now concrescent and form a closed tube.

Very characteristic too is the dense covering of the ribs and the abaxial portion of the tentacles with long club-shaped hairs. They attain a length of about 0,5 mM. near the median line of the rib. Undoubtedly they formed a thick clothing of the seed in its life-time.

The testa or integument is formed of a thinwalled tissue, which gives no indication of fibres or sclerotic cells; on the whole the tissue is very delicate, probably in connection with the dense hair-covering.

The vascular system is like that of *Lagenostoma Lomaxi*. At the base of the seed a vascular strand enters the chalaza and is divided into ten bundles, running through the body of the ribs, on a level with the intermediate grooves, and which are continued in the tentacles.

The nucellus is concrescent for two-thirds of its length

with the integument, as far as the level at which the arms separate.

At its apical side a large pollenchamber is formed, into which the nucellus rises like a conical hollow papilla „like the bottom of a wine bottle" (p. 78).

The nucellus is filled up for the greater part with a large megaspore or embryosac and it contains numerous secretory cavities.

§ 8. *Trigonocarpus Parkinsoni* Brogn.

Literature: Arber (3), Hooker and Binney (73), Oliver (102, 103), Scott and Maslen (134).

The seed is oval-shaped, with a length, without the micropyle of 2,5 cM. and a diameter of 1,5 cM. The micropylar region is very long and has a length equal to that of the body of the seed, but it never is found preserved very well. Occasionally a seed is found with a micropyle twice as long as the seedbody, but it is possible that this belonged to an other species. The total length therefore is about 4—5 cM.

In transverse section the seed is nearly triangular, caused by the three prominent ribs on the testa, which characteristic has induced the name *Trigonocarpus*.

The testa is composed of three to four layers. The middle one is most characteristic, is hard and formed by thick-walled sclerotic cells, and therefore is called the sclerotesta. Outside is a layer of delicate thin walled cells, the sarcotesta, whereas the innermost layer the endotesta too is composed of a delicate tissue.

The sarcotesta has often disappeared, but when preserved, it seems to be largest at the base and the upperpart of the seed. In these regions it is less differentiated from

the sclerotesta and it is obvious that the structure and form of the innermost layers of the sarcotesta are essentially the same as in the outer-layers of the sclerotesta. At the out-side is a well-differentiated epidermis and a hypodermal layer and there are many intercellular cavities and mucilage-canals within the sarcotesta. The coherence of sclerotesta and sarcotesta clearly indicates the existance of one integument and it must not be regarded as a fusion of two morphological surfaces.

At the top, near the micropylar region the outer fleshy layer has a winglike form, but it is rather difficult to examine this part of the sarcotesta well, on account of the bad condition of preservation.

The sclerotesta in general form is ovoid, the pointed end corresponding with the chalazal region, whilst the blunt end is surmounted by the triangular micropylar tube, the angles being the continuation, of the sibs lower down. The ribs are borne by the sclerotesta, at the innerside of which are three corresponding grooves, marking the place of three sutures. Between these principal ribs there are two or mostly three less prominant ones, the secondary ribs, but with no corresponding ridges beneath them at the innerside of the sclerotesta. The total number of ribs is thus mostly twelve, but, this number is liable to many changes and also the grade of prominence is very different, so that often the three principal ribs only are visible. These principal ribs, when traced from the centre of the body of the seed to and along the micropylar beak, gradually become less prominent and ultimately disappear, whereas the grooves at the inner side become more and more deep.

On thin transverse sections the sclerotesta seems to consist of two parts, the plane at which the different structure is assumed being variable. The inner zone contains longitudinally directed fibres, whereas the outer zone

is formed by cells which have a horizontal orientation. It is perhaps possible that this outer zone represents the terminations of the longitudinal fibres. At any rate there is little doubt about these two zones being homogen in origin.

Though not preserved in a very good condition there seems to have been a thin layer of delicate tissue at the innerside of the sclerotesta, the endotesta, but when present, it is only to be seen in the micropylar region.

The stalk of the seed consists of sclerotic tissue in the centre, surrounded by parenchyma, probably these layers are continued into the sclerotesta and sarcotesta of the body of the seed.

The nucellus has always been found standing free within the integument, a large space being left between nucellus and sclerotesta (perhaps endotesta) from the chalazal region.

Within the nucellus is a large megaspore. The pollen-chamber has a bell-form with a narrow beak at its top pointing into the micropylar tube.

The vascular organisation consists of a sarcotestal system without, and a nucellar one within. The main vascular strand enters the chalaza and lets off several branches into the sarcotesta, running opposite the secondary ridges of the sclerotesta. However, they do not run opposite all the secondary ridges, only opposite the outer ones of each complex of three, never opposite the middle one. Their total number therefore seems to be six.

The nucellar system is formed by the continuation of the chalazal strand, which entering the nucellus, spreads out in its lower part, splitting up there into a number of bundles, which can be traced through the whole length of the nucellus to the base of the pollenchamber.

§ 9. *Trigonocarpus Shorensis* Salisb.

Literature: Salisbury (126).
Figure: 126 p. 42 and 43.

As regards the organisation of this seed, it is nearly the same as *Trigonocarpus Parkinsoni.*

§ 10. *Mitrospermum compressum* Will.

Literature: Arber (2).
Figure: 2 p, 494 and 495.

The palaeozoic seeds may be divided into two groups the *Radiospermae*, which are in transverse section radial-symmetrical, and the *Platyspermae* which are bilateral-symmetrical. To the first group the seeds belong described in the foregoing pages: *Lagenostoma, Sphaerostoma, Physostoma* and *Trigonocarpus*, to the latter belongs *Mitrospermum.*

Mitrospermum (Cardiocarpon) compressum has a length of about 5 mM and is flattened in the plane of symmetry.

The testa is composed of three layers: sarcotesta, sclerotesta and endotesta. The first forms a thin layer of delicate tissue on the sclerotesta, but in the principal plane (the plane in which the seed has its greatest diameter) it becomes flat in order to form a broad wing. The most conspicuous feature of the sarcotesta is an outer layer of large mucilage cells, the hypoderma, which is covered, in the best preserved specimens, by a thin small-celled epidermis.

In the principal plane the sclerotesta is divided into two valves, and it is possible that these valves ultimately separate, though there is not such a clearly defined dehiscence plane, as in the seed *Diplotesta* (135). On both valves in the secondary plane two less prominent ribs are

to be found, running from the base of the seed as far as the micropylar region. At the top near the micropyle, the sclerotesta has a rhomboidal-shape in transverse section. Near the chalaza it rises inside to form a small cushion of tissue.

The nucellus stands free on its base within the testa, but it may be, that the cavity between integument and nucellus is formed after contraction of the latter.

The vascular bundle enters the base of the seed through an opening of the sclerotesta. On the cushion beneath the nucellus it is divided into two branches, lying in the principal plane, which after passing the sclerotesta in a horizontal direction, bend upwards running through the sarcotesta up to the micropylar region, following the grooves formed by the valves of the sclerotesta.

It is still uncertain to which plant *Mitrospermum* belongs, because it is always found without any connection, but it is possibly the seed of one of te *Cordaitales*.

Bennettitales.

§ 11. *Bennettites*.

Literature: Lignier (85), Wieland (170, 171).
Figures: 171, p. 110 and 122.

The most characteristic feature of this group of fossil plants is the occurrence of bisporangiate strobili, which are borne on short axillary branches, expanded at their top into a receptacle, having a hemisphaerical or more or less conical shape. On this receptacle the members composing the strobilus occur placed in spiral order. Lowermost are the sterile bracts, enclosing entirely the central portion, a series of leaflike sporophylls are coming

next, whereas on the top a large number of the characteristic ovulate sporophylls are borne, intermixed with sterile bracts, the interseminal scales.

When the seeds have become mature the microsporophylls have disappeared, and when they are present the female sporophylls are still in a very young condition. Thus we may call the whole fructification protandrous.

The microsporophylls resemble strongly the long fernlike leaves, and are composed of an axis with about twenty slender pinnae, bearing two lateral rows of synangia at their undersurface.

The macrosporophylls, however, are much more advanced from the fern type, and have already reached a high degree of specialisation. Each ovuliferous organ is formed by a long slender stalk, having at its tip a single erect ovule and is surrounded at its base by the interseminal scales.

In connection with the Pteridosperms, where the seeds are borne terminally on thin stalklets, being the reduced remnants of a modified frond, it is generally accepted, we have to do here with the same feature. Thus the seed bearing stalk of the Bennettitean seeds may be regarded as the ultimately reduced megasporophyll.

The internal structure of the seed is not known very completely. The integument is composed of an outer and an inner fleshy layer and a middle stony one. At the apex it forms the long micropylar tube, which protrudes from the surface of the enveloping scale-leaves.

The nucellus is provided with a beak and a pollen-chamber, and innerside a megaspore with a heavy membrane is developed.

At the base the ovule is invested by a small dish-like cupule.

Cycadales.

§ 12. *Cycas revoluta*, Thunb.

Literature: Stopes (145, 146).
Material: Bot. Gard. Lisbon.
Figure: 145 p. 438.

In the genus *Cycas* the sporophyll is a distinct foliar organ, more or less divided into lobes, bearing the ovules on its margins. In contrast with the other genera of the Cycads, where are always only two ovules on each sporophyll, here their number may be greater.

The ovule (which name I will use in this and following descriptions, for the whole female organ borne on a megasporophyll) is bilateral symmetrical, with a length of about 3 cM. and a greatest diameter of 2,7 cM. Ripe ovules are orange coloured and covered near the micropyle with hairs, whereas young ovules are wholly clothed by a dense hair covering.

The testa is very thick and composed of the three layers already mentioned in the former descriptions of the pteridospermous seeds.

The sarcotesta is formed by large, thinwalled undifferentiated cells, filled up with starch, and there are many mucilage canals and tannine cells within it. Outside is an epidermis composed of radial-elongated cells with thick outer and radial walls, which is very characteristic for the whole genus.

The sclerotesta is thickest at the top and near the chalaza. In the chalazal region it slightly protrudes, accompaning the vascular bundle entering the seed. The cells are thickwalled and two layers are to be distinguished, an inner one with cells elongated in a longitudinal direction and an outer one with cells directed in a more horizontal plane.

The endotesta is well developed, nearly 4 mM. thick,

and composed of great-cellular, thinwalled, delicate tissue, soon collapsing in the ripe seeds. As in the sarcotesta it contains many tannin cells.

At the top in the micropylar region the sarcotesta forms two thick cushions, with a groove between them, in which the micropyle stands as a little prominent tube. Eichler (63) says, speaking about the micropyle of *Cycas* „an der Micropyle finden sich zuweilen noch einige unregelmässige Läppchen, aus denen man auf eine Zusammensetzung aus mehreren Blättern hat schliessen wollen, während sie in Wahrheit nur secondaire Effigurationen einer ursprünglich einfachen Hülle darstellen" (p. 15). The seeds I have seen had a micropyle that was always round without any indication of slips. But it is quite possible that other specimens will show those lobes more distinctly.

The testa in young ovules is still quite undifferentiated and nowhere, even in older ones, I could observe anything that was to indicate that it was built up of more organs, sutures or ribs always being absent.

The nucellus is concrescent with the endotesta to three-fourths of its height. At the top it bears a prominent beak in which the pollenchamber is to be found. The beak points into the micropylar tube.

The vascular system consists of three bundles entering the base of the ovule. The median one runs straight on, till the endotesta is reached and there it divides into several branches. The two lateral bundles enter the sarcotesta, at the base of which they let off one bundle each, breaking through the sclerotesta and running in the endotesta to the micropyle. The main-bundels continue their way through the sarcotesta to the top. According to Stopes (145) these two sarcotestal bundles are the remnants of the original radio-symmetry and many-bundled condition of the outer flesh.

In the nucellus no vascular system is present.

§ 13. *Dioon edule* Lindl.

Literature: Chamberlain (46).
Figure: 46 p. 356.

The female strobilus of *Dioon* is formed by an axis bearing sporophylls, placed in spiral order. These are composed of a stalk with a peltate lamina at its top, which bears two ovules at its under surface. The lower sporophylls of a strobilus do not bear ovules or at least slightly-developed ones. In ripe condition the ovules have an orange colour.

The sarcotesta is not sharply marked off from the stony-layer, and it is not possible to separate them. As in *Cycas* the epidermis has thickwalled cells, whilst in the underlying tissue many tannine-cells and large mucilage-canals are present.

In the sclerotesta four layers are to be destinguished according to Chamberlain, principally characterized by an other orientation and form of the cells.

The endotesta is well differentiated from the stony layer, and in a young condition it reaches a considerable thickness, but in a ripe seed the inner flesh is reduced to a thin dry membrane which peels off easily.

The nucellus is for a small portion only free from the endotesta and protrudes into the micropyle with a rather sharp beak, in which lays the pollenchamber. „The beak closes and hardens immediately after pollination" (p. 335).

Two vascular bundles enter the base of the seed each of which divides into a branch running in the sarcotesta and one in the endotesta. Those in the outer fleshy layer often divide into the lower part, but then continue their way in a straight direction to the micropyle. Their total number is about fourteen. The bundles of the innermost system divide at a greater height, and on a transverse

section at the level of the archegonia some fifty bundles are to be seen. They run on in the free part of the endotesta, but are never observed in the nucellus.

§ 14. *Bowenia spectabilis* Hook.

Literature: Kershaw (80).
Figure: 80 p. 634.

The strobilus is formed by a compact mass of megasporophylls, each consisting of a stalk ending in a peltate head, bearing an ovule on the underside of each of the horizontal extensions. The ovule is attached without a stalk to the sporophyll and when ripe has a size of about 2 cM to 1,8 cM.

The sarcotesta has a thickness of more than half the whole of the testa. It is composed of large parenchymatous cells filled with starch; scattered tannin sacs are lying in the hypoderma. A well differentiated epidermis is present.

At the base of the seed the sclerotesta is closed, interrupted only by the vascular bundle breaking through. As in the other Cycads it is composed of two layers of cells.

Contrary to *Cycas* and *Dioon* there is a sharp line of demarcation between the innermost cells of the sarcotesta and the adjoining ones of the stony layer.

The endotesta, however, is difficult to separate from the sclerotesta, especially in those places where the latter is sclerised.

Nucellus and endotesta are concrescent for three-fourths of their height, the beak of the former is put forwards in the micropylar tube, which protrudes out of the testa. The pollenchamber has been distinguished into a lower and an upper one. The latter developing first, serves as

a storage place for the pollengrains, the former is a large cavity into which the pollen passes and where the spermatozoids are developed. Later on the upper pollenchamber becomes hard and shrivelled.

The vascular system consists of a sarcotestal complex, seven to nine bundles, which branch seldom, running from the base to the micropyle and an inner complex consisting of twelve to fourteen bundles at the base of the seed and branching within the endotesta, till at the level of separation of testa and nucellus the number is about forty. According to Kershaw (80) these bundles would continue their way within the nucellus in contrast with the other cycadean-seeds.

§ 15. *Stangeria paradoxa* T. Moore.

Literature: Chamberlain (46), Lang (84).

The strobilus and ovules resemble in general form those of the genera of the Cycads already described, except *Cycas*, so that I shall not repeat the diagnose for *Stangeria*.

Lang (84) has examined the development of the young ovule and he compares it with the microsporangium of *Stangeria*.

In the youngest ovules the nucellus is to be seen as a free projecting point within the annular wall, the testa or integument. The nucellus is marked off from the testa by a layer of flattened cells „which can be traced down from the place of separation of the free portions of the integument and nucellus" (p. 283). Later on the testa grows in its apical region and closes over the nucellus, forming the micropylar tube. In a more advanced stage, when the testa has considerably thickened, the micropyle forms a long passage, with a narrow external opening, widening at its base.

The testa becomes differentiated into the three layers, the middle one becoming sclerosed in a later age. In the ripe ovule the testa projects as a thick margin round the narrow external opening of the micropyle.

„As regards position the ovule of *Stangeria* clearly corresponds to a microsporangium or to a sorus of microsporangia" (p. 301). The testa of the ovule would be homologous with the sporangial wall of the microsporangium and the free portion of the testa above the nucellus, unrepresented in the microsporangium: „an annular upgrowth, around the apex of the nucellus, of the bulky sporangial wall, or which comes to the same thing, of the edge of the receptacle, which had kept pace with the single sporangium" (p. 302).

„We compare the ovule to a sorus consisting of a single sporangium, which develops in the whole similarly to a microsporangium, save that it is bulkier, and the wall from the first thicker" (p. 302).

In the discussion I will say more about this meaning. Now I shall mention a case in which Stopes (146) has found lobes in *Stangeria schizodon*, at the base of the ovule outside the testa which in some cases became so large „that they unite to completely enclose and cover over the growing ovule, even after it has attained a considerable size." „The outgrowth I observed in *Stangeria* is entirely free from the outer integument of the ovule, it is undifferentiated in character, and its tissues are those of the sporophyll. It is obviously not split off from the outer integument, but is the free upgrowth round the already doubly integumented ovule" (146 p. 565).

As I lateron will discuss Stopes regards the sarcotesta of the Cycadean seeds to be homologous with the cupule of *Lagenostoma* and therefore she calls them double-integumented ones.

§ 16. *Encephalartos Altensteinii* Lehm.

Literature: Stopes (145).
Material: Bot. Gard. Sydney * [1]).

The female strobilus is built up of sporophylls with broad pointed laminae, each bearing two ovules. Sometimes the lamina envelopes the ovule more or less by „Wucherungen" (Stopes 145).

The sarcotesta is very thick in the micropylar region and there it has a square form. In connextion with this great extension of the outer flesh, the micropyle is very long and the vascular bundles have a remarkable branching in that region (see 145 fig. 36 p. 467).

The sclerotesta is formed by two layers, the cells of the outer one have very thick walls, but have the same form as those of the inner one. On the outersurface a great number of ribs are to be seen running from the base of the seed towards the micropyle.

In the ripe seed the endotesta is represented only by a brown dry papery membrane.

The nucellus is concrescent for its greater part with the inner fleshy layer, provided in its apical region with a sharp beak in which the pollenchamber is formed.

The sarcotestal vascular system is composed of about fourteen bundles, their course corresponding with the ribs on the sclerotesta.

In the stony coat, surrounding the micropyle little ridges of about 2 mM. length can be seen, corresponding with the ribs lower-down, the latter being less prominent, and lacking any trace of sutures. Their number is different and amounts from eleven to sixteen.

---

[1]) The material indicated with * is from the dried-seed collection.

§ 17. *Macrozamia corallipes* Hook.

Material: Bot. Gard. Sydney *.

The organization of the strobilus and the seed is generally the same as that of the above described *Encephalartos*.

Fig. 1. *Macrozamia corallipes;* seed seen from above, ten lobes surrounding the micropyle. The sarcotesta is peeled off.

When the thick sarcotesta is peeled from the seed, no ribs can be seen on the sclerotesta, but the apical region is very remarkable. A ring of eight to eleven lobes, separated by short but deep grooves surrounds the micropyle (fig. 1) and thus gives the impression of free apical slips of units, entirely fused together, forming the integument.

§ 18. *Ceratozamia mexicana* Brongn.

Material: Garden Maastricht *.

In general shape and organization the seed resembles that of *Encephalartos* and *Macrozamia*.

Fig. 2. *Ceratozamia mexicana;* seeds without sarcotesta, showing ribs and ridges around the micropyle.

On the sclerotesta about eight prominent ribs are found

running from the base towards the micropyle, which suddenly die out when they reach the flat apical region of the seed. Surrounding the micropyle ridges, corresponding with the ribs, indicate the place of the probable fusion of the integumental units (fig. 2).

Ginkgoales.

§ 19. *Ginkgo biloba* L.

Literature: Affourtit and La Rivière (1), Caruthers (31), Celakovský (45), Cook (50), Fujii (66), Heer (70), Jeffrey and Torrey (74), Salisbury (127), Seward and Gowan (136), Spiess (141), Sprecher (142), Tupper (161), Wettstein (168).
Marerial: Huize ten Donck, Slikkerveer (Holland). Botanical Garden, Rome.

The female fructifications of *Ginkgo* are borne on short shoots or brachyblasts. In the axils of the ordinary leaves and in those of the bracts, thin stalklets arise with generally two or three ovules at their top. The morphological value of this organ has been uncertain for a long time.

At first Eichler (61) speaks of inflorescences having „ein transversales und häufig noch ein zweites medianes Blüthenpaar oder nur eine Blüthe desselben" (p. 65) afterwards, however, he changes his opinion (64) and calls them „einfach behüllten Samen auf rudimentären kurz manchettenförmigen Fruchtblättern" (p. 109). Other authors amongst whom Engler, Čelakovský (45), von Wettstein (168), Velenovský (165), Fujii (66), Seward and Gowan (136) have adopted this last view, and acknowledge that we have to do with a strobilus bearing two or more macrosporophylls, generally being reduced to the collarlike arillus at the base of the ovule. There

are, however, amongst them, several differences left as to some of the details.

That the arillus surrounding the ovule is nothing else but the reduced lamina of the leaf, appears clearly from teratologicals found bij Fujii (66): „The ovule is partially enclosed at the base in a cup-shaped swelling just as in the normal ones, and this swelling gradually passes into the lamina of the leaf." But as to the position of the sporophylls on the axis of the strobilus, the opinions are not settled. Strasburger (147) and also Eichler (61) describe the strobilus as being formed by an axis bearing a pair of transverse leaves and in some cases a second pair of median leaves besides. The latter has given in his „Blüthendiagrammen" (61 p. 65) a diagram of such a „vier b'üthiges Zweiglein". In this the „Blüthen" are decussate, each consisting of a nucellus, a „Blüthenhülle" composed of two segments and the fused „Vorblätter" (the arillus). It will become evident from my futher discussion that this diagram does not agree with the true interpretation of the composing organs.

Von Wettstein (168) agrees also with the decussate position as being the most normal one, and has come to this, owing to his investigations upon the vascular supply in the axis of the strobilus.

Afterwards the vascular supply has been further examined by Seward and Gowan (136), which I have repeated.

Every ordinary leaf contains two collateral vascular bundles lying close together in its petiole. Below the place of insertion they form a ring in the main branch with the bundles of the other leaves. A transverse section through the axis of the strobilus shows entirely the same behaviour as that of a leaf bearing stalk, each ovule receives a double vascular strand. In the normal cases in which the strobilus bears two, three or four sessile ovules,

the stalk of the strobilus shows also two, three or four pairs of vascular bundles lying in one ring. But when the strobilus is split more or less, we see on transverse sections that the two vascular bundles coming from each ovule converge and fuse in the stalklet. Beneath the place of fusion of the stalklets, they again form a ring with the bundles from the other ovules, in the main axis.

According to this data von Wettstein (168) says: „Die normale Blüte von *Ginkgo* besteht aus einem Gebilde, das einem blos zwei transversale Fruchtblätter tragenden Sprosse gleichwertig ist. Die Fruchtblätter tragen normalerweise je ein Ovulum. Durch Auseinanderweichen der beiden Blätter und stielartige Ausbildung ihrer Basis entstehen die gestielten Samenanlagen, durch Theilung der Fruchtblätter 3—4 samige Blüten, durch Ausfall eines der Fruchtblätter 1 samige Blüten". Now he further makes a comparison between the phyllotaxis of the sporophylls on the strobilus and that of the ordinary leaves on the long shoots, and he says that the decussate order of the sporophylls is most probable too, by this fact, that the first leaves, the bracts, on a long shoot are entirely transversal, and only the third pair of leaves shows an indication of the transition to the spiral order.

Spiess (141, who has continued the research of von Wettstein does not agree with his opinion that the stalked ovules should originate by a leaflike splitting of the ordinary ones „Das nun aber ein so reduciertes Gebilde, wie das Ovulum von *Ginkgo*, das ja nichts mehr von einem Blatte an sich hat, sich nachträglich wieder theilen sollte, entsprechend den Blattähnlichen Verhältnissen bei den Cycadeen und in Homologie mit dem abnorm fertilen Laubblatt von *Ginkgo* ist allerdings möglich, aber sehr unwahrscheinlich."

He will explain these forms by a division of the original pair of unstalked decussate ovules themselves. But it has

not become clear to me in which manner he supposed that this has taken place.

After von Wettstein. Čelakovsky (45) too has asked himself, to which cause the multiplication of the ovule was to be attributed and he begins to distinguish two kinds of multiplication: „1. Vermehrung durch Hinzubildung weiterer Ovularcarpelle zu den zwei normal bestehenden, und 2. Vermehrung durch dichotome Spaltung der zwei normalen, eventuell auch der überzähligen Carpelle" (p.6). He comes to the same results as von Wettstein, except in one point viz.: It occurs that strobili bear three sporophylls, which von Wettstein denies, who thinks that when three sporophylls occur, the third one has always been formed by a division of one of both decussate sporophylls.

It is a pity Čelakovsky seems not to have had enough material for his investigation for he says. „Zwei alternirende Paare von *sitzenden* Samenanlagen sind mir nie vorgekommen, und ich finde auch bei keinem anderen Autor weder eine Angabe, noch eine Abbildung derartiger Blüten, daher ich glaube, dass solche überhaupt nie gebildet werden. Wohl aber findet man hin und wieder vier Ovularblätter, die aus gestielten Eichen bestehen. Es scheint somit, dass eine Blüte, die im Stande ist, vier Ovularblätter zu erzeugen, auch die nöthige kräftige Ernährung erhält, um die Stiele der Samenanlagen auszubilden. Ebenso waren auch die zahlreichen und spiralig zerstreuten Ovula in den abnormen Blüten Fujii's, welche ebenfalls ganzen Blättern gleich waren, gestielt. Man kann es also als eine allgemeine regel aufstellen, dass sitzende Ovularblätter nur in der Zwei- und Drei-zahl vorkommen, und dass solche, die zu vier in zwei alternirenden Paaren oder gar in grösserer Anzahl abnormaler Weise auftreten, immer gestielt sind; die zwei- und dreizähligen blattwerthigen Ovula können aber sowohl sitzend als gestielt sich ausbilden" (p. 7).

As the result of his research he says: „Demnach ist es jetzt auch meine feste Ansicht, dass die normale weibliche Blüte von *Ginkgo nur aus zwei Ovularblättern*, nämlich den zwei transversalen Samenanlagen besteht" (p. 14). The conclusions, to which von Wettstein and Čelakovsky have come, however, are not wholly complete, which may be attributed partially to the material being unsufficient in number. The occurrence of four unstalked ovules on one strobilus I have found amongst my own material in 21 of these specimens.

It seems to me that von Wettstein attaches too much importance to the morphological value of the vascular supply. When the vascular bundles are divided in the axis of the strobilus to enter the stalklet of the ovule, this may have a clearly physiological tendency, because if new ovules have originated in some way as a retrogression or as a progression, they miss a nutritive strain, which can only be required by a splitting of the existing ones. The ovules are not divided for the sake of the vascular bundles, which have split, but these are splitting because new ovules are formed. And as concerns the view, that the normal order of the ovules should be the decussate one, I can not agree with this. The position of the sporophylls on the strobilus in the probably most original form, has just been the same as the leaves on the ordinary shoot, the one or two lowermost pairs standing decussate, the others in a spiral order. Therefore it is clear, that in the now existing reduced strobili, on which only the lower sporophylls are developed, these are decussate, but it may not be called the *normal order*, this being the spiral one.

My own research may confirm this. I have examined a great many short shoots, in which strobili were present, and I have found the following. Of the 114 examined brachyblasts were 76, in which the first strobilus, which

stands in the axil of the budscale, had an abnormal shape, that is to say was split, or had only one terminal

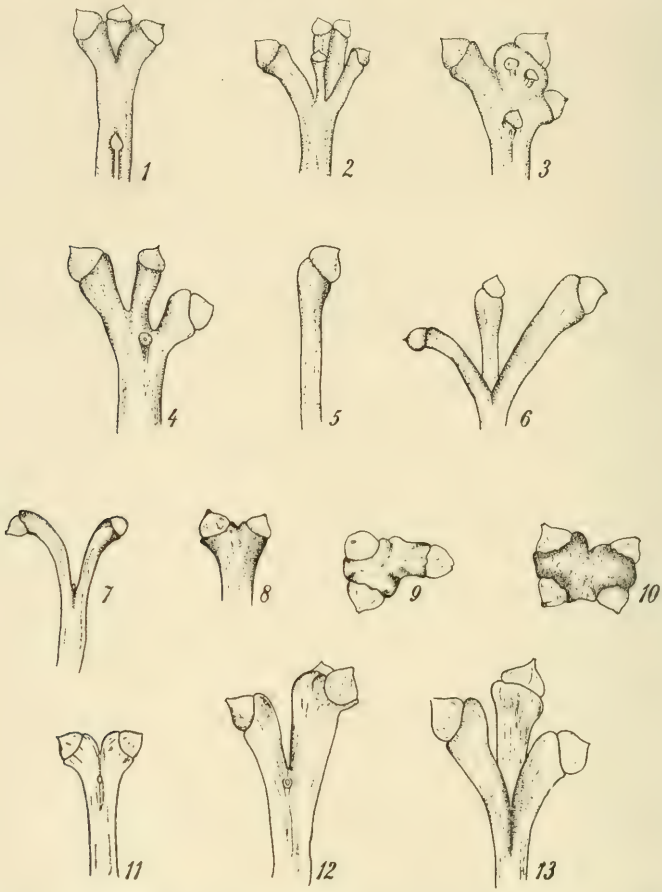


Fig. 3. *Ginkgo biloba*; young strobili with ovules; 1, 2, 3 and 4 strobili with stalked ovules; 5 strobilus with one terminal ovule; 6, 12 and 13 strobili with three stalked ovules: 7 and 11 strobili with two stalked ovules; 8 strobilus with two sessile ovules; 9 strobilus with three sessile ovules, seen from above; 10 strobilus with four sessile ovules, seen from above.

ovule, or was in some other way curiously formed.

Their dominating feature was the division in slender stalklets with one terminal ovule, contrary to the normal strobilus with sessile ovules.

Generally each brachyblast contains five strobili, which are ranged as follows:

The first strobilus always arising in the axil of a budscale, has mosttimes an abnormal form, as I mentioned before. fig. 3 — 1, 2, 3, 4.)

The second strobilus, also standing in the axil of a budscale is normal, in nearly all cases bearing two sessile ovules. (fig. 3—8.)

The third one sometimes, and nearly always the fourth, standing in the axil of an ordinary leaf, bears three sessile ovules.

The number of ovules on the fifth strobilus is very different and often they are less developed. The frequenty of four sessile ovules is greatest on this strobilus.

Sometimes there is a sixth strobilus which again bears two normal ovules.

As the lowest budscales were the most primitive, and the following formed a gradual transition to the normal leaf, and as in general from a series of successive organs, the lowermost, which originate first, represent a more primitive stage than the higher ones, coming later, the conclusion may be ventured that the first strobilus represents the most original case, and we may accept that the strobilus, with two or three unstalked ovules, now being the normal form is derived from the divided one. This view agrees with Worsdell's (182) „In the maidenhair tree (*Ginkgo biloba*) we find abnormally an increase of the number of carpels (here reduced to ovules), which also become long-stalked; doubtless a case of reversion, the normal female flower of *Ginkgo* being palpably a reduced structure." (II. p. 96).

The ovule of *Ginkgo* is composed of a nucellus and an

integument being fused together to half way the height of the former.

The greater part of the integument is formed by a large sarcotesta, composed of great parenchymatous cells, among which a lot of mucilage canals are scattered. Outside it is lined by a well defined epidermis.

The stony layer, though very hard is thin and in it three layers may be distinguished. Of the middle one the sclerenchymatous cells are stretched in a horizontal plane, whereas the inner and outer one have cells with a more vertical orientation.

At the innermost side the sclerotesta is lined by the endotesta, composed of a few layers of cells, which are collapsed in a ripe seed and then form a brown papery membrane, adhering to the stony coat.

The nucellar tissue is quite distinct from that forming the integument and is covered in its free part by a rather solid membrane, forming in its upper part a large cone in which the pollenchamber is developed, the beak of which points into the cavity below the micropylar tube.

Within the sarcotesta no vascular bundles are to be observed, which is a point of difference to the Cycads. According to Caruthers (31) two vascular bundles are present in the endotesta, coming up through a little gap in the stony coat, running along the inner surface and ending at the level of separation of nucellus and integument.

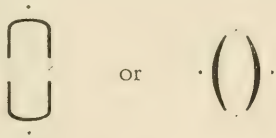
Different authors among whom Eichler (64) Seward and Gowan (136) describe the micropyle to end into two or three slips. As this reminds us strongly of what we have seen already in the pteridospermous and cycadean seeds, the investigation of these slips might perhaps throw light on the origin of the integument. In superficial examination sometimes we see lobes around the micropyle but mostly it proves to be round or oval.

Its border is often curved, but very irregularly, therefore giving the impression of having slips (fig. 4).

Now we may ask, what is primary? Are those slips buildings of a plain border, or is the plain border a peculiar fusion of the slips. If the latter should be the case and the slips should really have a more profound significance, they probably yet stand in connection with the underlying anatomical structure.

Fig. 4. *Ginkgo biloba;* young ovules. 1. micropyle oval, 2. slight indication of lobes round the micropyle.

On transverse sections through the micropylar region, the cavity formed by the integument, in which the nucellar beak protrudes, seems to be or oval or triangular. In the former case we may suppose that there are two units, which may be still fused in two ways:



× = place of fusion

If the slips were the external proofs of such a unit, they should occur at the micropyle on places corresponding to: .

Let us see if this is the case. In the very few cases, 1 to 10, in which we may speek with some certainty of two slips, I marked the places of the slips, by making two lengthwise scratches on the outer surface of the ovule. In transverse sections I saw then, that the places of the scratches had no relation whatever to the possible places of fusion. In cases with three slips, the situation was the same. Therefore wether slips occur on the ovules of *Ginkgo* or not is to my opinion of no morphological importance.

A second criterion as to the presence of units in the integument is the ribbing. In the ripe seed ribs are to be seen, very faint on the outer flesh, but clearly

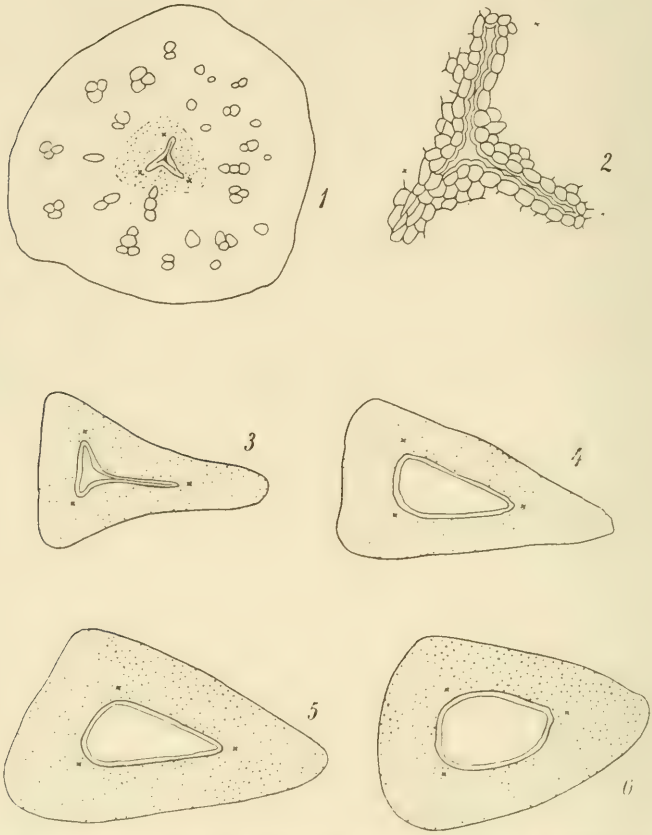


Fig. 5. *Ginkgo biloba*; transverse sections through a young ovule. 1. Micropylar region, sarcotesta with mucilage cavities, place where the sclerotesta begins to differentiate is dotted, the micropyle is seen as a triangular fissure. 2. Portion of 1, around the micropyle magnified. 3, 4, 5 and 6 transverse sections through lower parts, the angles gradually dy ont.

marked on the sclerotesta, their number being two, three or four. In very young ovules no trace of them is to

be seen, only when they have reached a rather considerable size, the stony coat begins to differentiate, and herewith the ribbing occurs. The first indication of it is to be seen on transverse sections at the micropyle. In a young stage this is entirely round, but when the ovule has attained a diameter of about half a centimeter, it looks like a long stretched fissure or ike a triangle with collapsed sides (fig. 5). Sections made lowerdown, show clearly the places of the ribs.

In sections close below the micropyle, at the places of the ribs, an elongation of the cells is to be seen as a

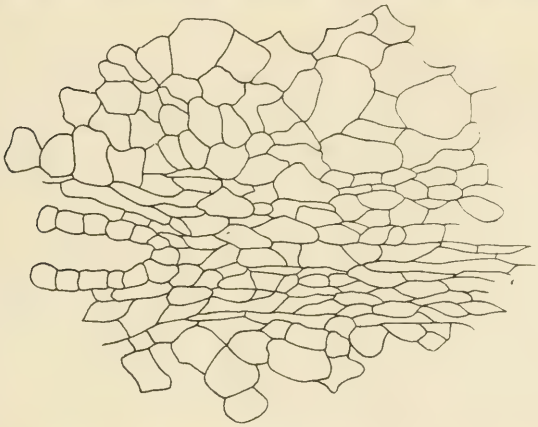


Fig. 6. *Ginkgo biloba*, transverse section below the micropyle, on the place of the rib; an elongation of the cells is to be seen.

lengthening of the fissure, giving the impression of a suture (fig. 6).

A resarch has been made by Affourtit and La Rivière concerning the ribbing of the seeds (1). The irregularity of those ribs has struck them and they made a statistic of their occurrence with the help of a great number of seeds, originating from the same tree from which my material was collected. Trom the 117 examined

seeds, there were 47 with two, 65 with three and 5 with four ribs.

At the end of their note they compare the seeds of *Ginkgo* with those of *Trigonocarpus Shorensis,* and say: „Since in *Ginkgo*, however, no valves occur — the stony coat lacking fissures at the place of the ribs — and as vascular bundles are absent from the sarcotesta, those seeds cannot, as it seems to us, be compared with the seeds here [1]) described" (p. 594).

On account of the above mentioned cases, in which there are sutures to be seen, though they may be limited to a small region and only to be observed in a defined stage, I can not quite agree with their conclusion, and a comparison with *Trigonocarpus* may certainly be made, but to this I will return in the last chapter.

Caruthers (31) has observed cases where three ribs were present on the sclerotesta and in connection with them three lips at the micropyle, and three vascular bundles in the endotesta: „In some cases there is a three-lipped integument and a three-angled nucellus, there being also three bundles, one ending in each angled side" (p. 126). As I have examined the correspondence of the slips at the micropyle and the ribs on the seed coat, with the result I already mentioned, I question the significance of those slips, but it is quite possible that in other materials they are better developed, as is the case in *Macrozamia* formerly described. If they are present, they may strengthen the view, obtained in connection with the ribs and sutures, of the multiple origin of the integument.

---

[1]) Salisburg: „On the structure and relationship of *Trigonocarpus shorensis*". (126).

Coniferales.

§ 20. *Cupressus.*

Literature: Bayer (9).

Material:	*Cupressus*	*Goveniana*	Bot. Gard.	Groningen.
	„	*torulosa*	„ „	Valentia.
	„	*Benthamii*	„ „	Rome.
	„	*funebris*	„ „	Lisbon.
	„	*sempervirens*	„ „	Rome. *)
	„	*australis*	„ „	Rome.

The female strobilus of *Cupressus* stands terminal on short shoots. In the lower part on the axis of these shoots, six pairs of decussate ordinary leaves are borne, whereas the four pairs of uppermost leaves form the strobilus and have the function of sporophylls. Sometimes the vegetative leaves are continued above the fertile ones.

The sporophylls are peltate and in ripe condition their rhombic outer surfaces close together and form a berry-like structure, which however is not fleshy as is the case in *Juniperus*. Each fertile bract bears in its axil or on its uppersurface a different number of flat ovules.

The outer layer of the integument, a thin sarcotesta forms on both sides a small wing lying in the plane of greatest dimension of the seed.

The sclerotesta too is very thin and protrudes in the base of the wings, as two sharp ridges.

A soft endotesta forms the innermost layer. Within the integument the nucellus stands entirely free and points with the beak of the pollen-chamber into the micropylar tube.

A curious fact has been observed and described by Sperk (140), the integument in *Cupressus Knightiana* originating as two different papillate protrusions, between

which a third papilla, the nucellus is to be seen. According to him the integument would be an ovarium built up of two carpels. This view, that the integument is built up of carpels has been rejected, but if the observation has been correct, and separate projections are seen forming an envelopment around the nucellus, the fact remains the same, independent from the interpretation attached to this organs.

In an other case viz. in *Cupressus lusitanica* he describes a monstruosity, that is to say a metamorphosis of the integument into leaves. This abnormity was to be seen in different grades, some ovules being transformed wholly into leaves, others probably bearing at their base the rudiment of a nucellus.

Lateron I will discuss these observations in connection with the other facts.

---

§ 21. *Juniperus.*

Literature: Kubart (82), Nichols (97), Renner (121).
Material: *Jun. phoenica* L, Bot. Gard. Lisbon.
„ *sabina* L. „ „ Lausanne *.
„ *Oxycedrus* L. „ „ Groningen *.
„ *communis* L. „ „ Rome.

The female strobilus of *Juniperus* is composed of 1—5 whorls of bracts or sporophylls of which usually the middle one only is fertile. This fertile whorl contains about three sporophylls bearing one or two ovules at their uppersurface or sometimes on their sides.

In *Jun. communis* there are three ovules alternating with the three sporophylls. This case has given rise to much discussion, for it was accepted by most botanists that the ovules belonged to the sporophylls, but others

amongst whom Sachs and von Mohl, regarded those ovules to be metamorphosed bracts.

It was Bayer (9) and later on Renner, who observed the following case. Around the central axis he found three bracts and four to five corresponding ovules, meanwhile a ring of three superposed bracts alternating with the first. From which may be concluded that it is impossible to suppose the ovules to be transformed bracts. It is evident that the ovules, belonging to the sporophylls have changed of position in order to obtain a better place of development.

When ripe, the sporophylls and bracts become fused with one another, forming mostly a round fleshy berry, in which the seeds are entirely enclosed.

There is a well developed integument round the nucellus, quite free from it, and built up of a thin exotesta, a thick sclerotesta and a thin fleshy endotesta.

On the ripe seeds two, three or four well-marked ribs are to be found and on transverse sections through those ribs, the sutures can be clearly seen.

The seeds of *Jun. phoenicea* bear small wings on two opposite ribs, sometimes on three, reaching from halfway up the height to near the micropyle.

§ 22. *Callitris.*

Material: *C. quadrivalvis* Vent. Bot. Gard. Lisbon.
C. calcarata R.Br. „ „ Rome.

The female strobilus is formed at the end of short shoots and is generally composed of four pairs of decussate bracts or sporophylls, which continue the phyllotaxis of the sterile leaves. The two lower pairs of bracts are very small, like the trophophylls and with regard to the

uppermost ones, which form the fructification properly, they are hardly to be observed. The sporophylls are placed nearly on the same level with one another, so that they give the impression of forming a whorl of four bracts. They are large and soon become lignified closing together and forming a berry-like structure as in åll *Cupressaceae*, the apices of which are replaced on the dorsal side.

On its apical surface each sporophyll bears two to numerous erect ovules, which in mature condition are provided with two broad wings and become free by the separation of the sporophylls like four valves.

In *Callitris* the integument has not been differentiated in the three layers, but remains thin and membranous, forming the above mentioned wings on either sides. Probably to increase the capacity of the dispersion of the seed, large cavities filled with air, are found within the membrane.

The nucellus is fused to halfway its height with the integument and is composed of a solid mass of cells, the beak of the pollenchamber pointing into the micropylar tube.

In connection with the reducement of the differentiation of the testa, the vascular supply has been modified and remains as a tracheal plate at the base of the ovule.

In the ripe seed a far developed embryo is enclosed within the soft nucellar tissue.

§ 23. *Thuya occidentalis* L.

Material: Bot. Gard. Lisbon.
" " Palermo.

As in the female fructification of *Callitris* the megastrobilus of *Thuya* is built up of four to five pairs of decussate bracts, which, however, are not sharply sepa-

rated from the sterile leaves, but pass over into them gradually. Only in the middle region of the strobilus itself the sporophylls are fertile, the uppermost pair being sterile and fused, forming a columella-like structure. One or two ovules are borne on their apical side, with their micropyle directed towards the axis of the strobilus.

In a young stage of development, two lips can be seen at the micropyle, but they are not always clearly marked.

The ripe seeds have an oblong shape and are round in transverse sections. Their integument again is differentiated in the three layers, surrounding the entirely free nucellus.

Both the outer layer and the endotesta are thin and only represented by dry papery membranes, whereas the sclerotesta is very hard and occupies the greater part of the testa.

Of the 46 examined seeds 30 were triangular in their upper portion, having like the other lenticular ones small membranous wings on the ribs.

In transverse sections just below the micropylar region, sutures are to be seen corresponding with the angles on the outer surface. In the mature condition the nucellus, contrary to *Callitris*, is represented by a thin dry envelopment only, surrounding the embryo.

---

§ 24. *Pinus*.

Literature: Baillon (10, 11), Bessey (22), Brogniart (26), Caspary (32), Čelakovský (39, 42, 44), Delpino (54), Eichler (62), Herzfeld (71), Parlatore (108, 109), Schumann (131), Stenzel (143), Tubeuf (160), Velenovský (163), Willkomm (172), Worsdell (175).

Material: *Pinus Laricio* Poir.	Bot. Gard.	Groningen.
„ *ponderosa* Dougl.	„ „	Kew, *
„ *Banksiana* Lamb.	„ „	Rome.
„ *Pumilio* Haenke.	„ „	Rome.
„ *Pinea* L.	„ „	Montpellier. *

The female fructification is composed of numeral bracts, standing in regular parastichs. The bracts, however, are very small and already in the first year of the development of the strobilus covered and entirely enclosed by the ovuliferous scales. In *Abies* and *Tsuga* the bracts remain large and project between the fertile scales.

There has been a good deal of discussion about the value of this structure and several authors (51. 165. 175.) have given an abridgment of the different views, uttered on this subject.

So I will only mention these views, without giving in extenso the argumentation on which they are based.

Rob. Brown (28) looked for the ovuliferous scale as an independent leaf in the axil of the bract, van Tieghem (157) too takes it for a leaf but this was borne on a short axillary shoot. Schleiden (129) called it a flattened axis or placenta, lateron Strasburger, Baillon a.o. accepted this opinion though a little altered, Kubart (82) comes to the conclusion that it must be an aril and Bessey (22) thinks it is formed as a chalazal outgrowth. Celakovský (37a, 39, 42, 44) persisting in his thesis that the integuments are leaves gave the theory in which he regarded the ovuliferous scale as two fused integuments, accepting thus, though in an other form, its foliar origin. Sachs (124) an after him Eichler (58) explained it to be a simple outgrowth of the bract, thus being something like a ligular structure. Finely most botanists: A. Braun (24), Caspary (32), Parlatore (109), Oersted, Stenzel (143), Willkomm (172), Englemann (65), von Mohl, Velenovský (88) a.o. on account of different

proliferations found in *Picea excelsa, Tsuga canadensis, Pinus Pinaster, Larix europaea* etc., regard the ovuliferous scale as being formed by the fusion of two lateral leaves of an axillary shoot, standing in the axil of the bract.

As concerns these different theories, I can not agree with Coulter and Chamberlain (51) when they say: „To select amongst these views is more difficult than important" (p. 250), for to solve the question about the position of the ovule and the value of the integuments it is of great importance to know the origin and nature of the organs bearing the ovules.

Though Eichler (62) has given many arguments against the opinion that the strobilus in the *Pinaceae* is a compound one, and in favour to his view of the ligular character, he doesnot give a decisive explanation as to the nature of the monstruosities mentioned above.

It is Delpino (54) who has given a very original idea, to regard the ovuliferous scale as homologous to the strobilus of *Ginkgo* but he explains them both as fused lateral lobes of an excrescenz of the bract. Though his conclusion is not correct, I am inclined to accept the base of his idea, in comparing the female brachyblast of *Ginkgo* with the macrostrobilus of one of the *Pinaceae*. And lead by this comparison, it seems to me most probable to regard the ovuliferous scale to be a reduced axillary shoot. If we keep in mind that, as we have already seen, the strobilus of *Ginkgo biloba*, arising in the axil of a scale or a leaf on a short shoot, is reduced from an axis with several sporophylls to a simple flat stalklet with two ovules, surrounded by a small aril, a further reduction to the case represented by the ovuliferous scale in *Pinus* is not too exorbitant.

After all it is an explanation most in accordance with the observations in other Gvmnosperms where compound strobili are to be found.

At the base of the ovuliferous scale on the upper surface two ovules are borne, the micropyle of which points towards the axis of the strobilus.

In a very young ovule the micropyle has on both lateral sides two rather long slips, always corresponding with the place, where the two ribs are to be seen later on.

The integument is composed of the three characteristic layers, which are of equal size in the beginning, but soon the sclerotesta gets the greater development and is the most conspicuous one. In the mature seed the outer soft layer is reduced to a thin dry membrane, which has often disappeared already, but in *Pin. canariensis* for example it still remains as a definite layer, in other cases as in *Pin. sylvestris* a. o. it is prolonged in the well-known thin wing.

The endotesta too becomes reduced to a thin brown layer covering the inner surface of the testa.

In an early stage nucellus and integument are completely free from one another but further growth takes place in the chalazal region, so that in the mature condition they are only separated in their apical portion.

On the sclerotesta two ribs are distinct, according to their corresponding sutures the scale splits easily when pressed.

The integument originates often as two separate protrusions (Eichler, 64).

The vascular supply has disappeared in connection with the less developed outer and inner layer of the testa, remaining only as a tracheal plate at the base of the seed.

§ 25. *Podocarpus.*

Literature: Brooks and Stiles (27), Gibbs, (67), Norén (98), Pilger (117), Sinnott (137), Thomson (156), Tison (159), Young (183).

Material: *Pod. elongata*	Carr.	Bot.	Gard.	Rome.
„ *neriifolius*	Don.*	„	„	„
„ *Nageia*	R.Br.*	„	„	Tokio.
„ *macrophylla*	Wall*	„	„	„

The female strobilus of *Podocarpus* stands terminal to long or short shoots or in the axil of leaves borne by long or short shoots It is very different in shape according to the subdivisions of the genus or the various species and also the general form and size of the sporophylls may differ considerably.

In *Pod. macrophylla* the axis bears at its apex three pairs of decussate bracts the lower one of which is small and pointed, the second pair is fleshy and grows out into the receptacle, of which one of the two fleshy scales bears the ovule, finely the third pair does exist in a young stage, but is not developed further.

In *Pod. elongata* the lowermost pair of sporophylls too is large and becomes fleshy in the mature condition, forming with the other pair the receptacle.

With the ripening of the seed the receptacle develops into a round bullet-like berry of crimson colour, in which the original bracts are to be distinguished. A. Braun has indicated that the fleshy receptacle has been formed out of the fused bracts, as he has found abnormous specimens of *Pod. macrophyllus* subsp. *maki* in which the bases of the ordinary leaves were swollen, as is the case with a receptacle. In a young stage the free leave tops are clearly to be seen as small slips on the thickened basalportions.

On the sporophyll only one ovule is present, its micro-

pyle being directed towards the base of the subtending bract. Nucellus and integument are fused together, whereas around this an outer envelopment is found, having already several names and to which different meanings are attributed.

According to Pilger (117) this organ is an epimatium „ein Excrescenz des Carpides" (p. 16); others Brooks and Stiles (27), Coulter and Chamberlain (51), Schumann (131), Worsdell (175) call it a second integument, whilst a third view has been given by Bertrand (21) and Gibbs (67), in comparing it with the ovuliferous scale of the *Pinaceae*. Bertrand (21) says of this „Des Abiétinées propement dites aux *Taxinées* proprement dites en passant par les *Saxe-Gothea* et les *Podocarpus*, nous avous pu suivre une tendance générale de l'écaille ovulifère à embrasser, en le recouvrant comme un capuchon, l'ovule ou les ovules qu'elle porte, à leur adhérer de plus en plus, et finalement à se confondre avec le tégument ovulaire dans les *Torreya* et les *Cephalotaxus*" (p. 68).

For the present I will use here the name epimatium, this being the most neutral one, lateron in the discussion I will return to it. So the epimatium is entirely bent round the ovule and for a short distance in the apical region free from the integument.

According to Pilger there is a scale of gradual transition amongst the *Podocarpoideae* as regards the coalescence of sporophyll, epimatium and ovule.

In *Microcachrys* and *Saxegothaea* the ovule hangs on the sporophyll, with the micropyle directed towards the base of it and the outside is loosely enveloped by the epimatium. Both ovule and epimatium are fixed independently on the sporophyll.

Various species of *Dacrydium* form an intermediate stage towards the case of *Podocarpus*, the ovule namely has been replaced here from the sporophyll to the epimatium,

which for the rest is bent freely around the ovule and is fixed with a broad base on the carpel.

Finely *Dacrydium Bidwillii* represents a last transitional stage in which the epimatium encloses the ovule entirely, out of which the micropyle projects only through a small aperture. Epimatium and integument, however, are not yet fused.

As is mentioned already the ovule is composed of a nucellus enclosed by an integument, which is fused with it for two-thirds of the height from the base. In the ripe seed the integument is differentiated in an inner membranaceous endotesta and an outer hard sclerotesta, whereas the epimatium which is often hardly to be separated from the sclerotesta forms a tough fleshy sarcotesta, as an outermost envelopment.

On the sclerotesta, three ribs are clearly to be distinguished running from the micropyle to about the level of separation of nucellus and integument. The stony coat splits entirely according to those ribs when pressed, and in transverse sections sutures are to be seen on those places.

The vascular system consists of two bundles running in the epimatium. According to Gibbs (67) they have a inverse orientation, affected by the rotation of the two bundles as they descend the scale.

§ 26. *Cephalotaxus drupacea*. Sieb et Zucc.

Literature: Pilger (117), Spiess (141), Worsdell (176, 177)

Material:	*Ceph. drupacea*	Bot. Gard	Rome.
	,, ,, *	,, ,,	Kew.
	,, ,, *	,, ,,	Tokio.
	Ceph. Fortunei *	,, ,,	Rome.
	,, ,, *	,, ,,	Kew.
	,, ,, *	,, ,,	Lausanne.
	Ceph. follicularis *	,, ,,	Palermo.
	Ceph. pedunculata	,, ,,	Rome.

The female fructification arises in the axil of the lowermost leaves on young shoots. The axis of the strobilus bears three, four or five pairs of decussate sporophylls, being thick and fleshy as the axis itself, which protrudes above the uppermost sporophylls as a fleshy irregularly curved mass of tissue. On each sporophyll two ovules are formed, originating at its base near the axis, which has become hollow by this and forms between both ovules a thick cushionlike partition, fused with the sporophyll.

When fertilization has taken place, which occurs fourteen months after pollination, the seed soon becomes mature, and the integument first being composed entirely of parenchymatous cells is differentiated now in the three common layers.

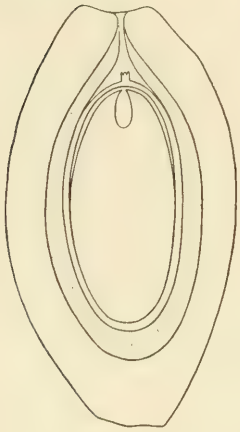


Fig. 7. *Cephalotaxus drupacea*; longitudinal section trough the ovule, sarcotesta, sclerotesta dotted, endotesta with a short micropylar tube, nucellus and one archegonium.

The outer fleshy coat is a very conspicuous-one and forms the greater part of the testa, being broad in its upper portion with a flat top, in the centre of which the entrance to the micropylar tube is found, whereas the lowermost portion of the ovule is rather pointed. Its outer surface is covered by a thick-celled epidermis.

The sclerotesta is in the mature seed about, 1 mM. thick and has a general shape being just the reverse of that of the entire ovule, at its base it is broadest whereas at its top it is pointed, entirely enveloping the micropylar tube.

Inside the stony layer an endotesta is developed, composed of five to six layers of elongated cells, in its upper part becoming free from the sclerotesta and provided with

a curious lobed cylindrical micropylar beak, pointing into the cavity between itself and the sclerotesta.

The nucellus is fused to halfway its height with the endotesta and is covered in its upper free part with a well defined epidermis and cuticula, except in its apex above the embryosac, where a way of communication must be left between the latter and the pollenchamber, lying above in the endotesta.

This case is a very remarkable one, for as far as we know amongst the Pteridosperms, the nucellus is always provided in its apical region with a beak in which the pollenchamber, whereas the endotesta is entirely concrescent with the stony coat and covers the innerside of the micropylar tube. Here the endotesta has the function, otherwise performed by the nucellus itself to cover the thin nucellar tissue and to receive and to preserve the pollen by the formation of a pollenchamber.

To be sure of the origin and nature of the different layers, and in order to examine whether it is possible that the endotesta should be an original free envelope, like an inner integument, I investigated the presence of cuticulae. For if two layers, though concrescent, are lined by a conspicuous cuticula, their origin must have been separate, and when no cuticula is to be seen, it may be possible that both layers are formed by the division of a single one.

Cuticulae are best indicated by the reaction of van Wisselingh (173). A microscopical preparate covered by a cover is heated with nitric acid and potassium chlorate, by which the cuticulae become more and more visible and the cellulose and the lignified cell-walls become translucent. To distingiush the cuticulae from the adjacent cell-layers I used potassium iodide-iodine and sulphuric acid, after having washed the preparate with water.

Now I could observe a cuticular-lining on the places which I have indicated for *Torreya* in fig. 9. Below the

level of separation of endotesta and sclerotesta no trace of it could be seen and in the upperpart the cells composing the epidermis were coloured very faint in their outer walls. Therefore it is not evident that both layers are fused separate ones, but it is more reasonable that the innermost layer of one integument has become free in its upperpart to cover the nucellus.

This feature is also established as we will see later on by the other Taxads viz. *Torreya* and *Taxus*, and therefore it is an other caracteristic of this group contrary to the other Gymnosperms.

In the ripe seeds two ribs are found on the sclerotesta and accordingly the seed splits open when pressed. Within the stony coat the nucellus is lying entirely free, enveloped by a papery membrane, representing the inner fleshy layer, which has become entirely separated from the testa.

Some authors amongst whom Čelakovsky and Worsdell supposed the outer fleshy sarcotesta to be homologuous with the arillus of *Taxus*. Whether it is allowed to make this comparison, I will discuss in the following chapter.

On both sides of the seed, just above the ribs on the stony coat two vascular bundles are running in the sarcotesta, their structure being investigated by Strasburger (147) and Worsdell (176). The former has found that the orientation of the vascular bundles is inverted, the xylem lying outside, whereas the phloem is situated in close proximity to the sclerotesta. The same inverted orientation is present in the ligule of the *Selaginellaceae* and the *Isoetaceae*, and in comparison with this, he supposes the outer fleshy layer to be a ligular structure.

Worsdell has amplified this investigation, and has indicated, that there is a well-developed centripetal xylem extending along the whole tangential face of the centri-

fugal xylem, besides there are two sets of protoxylem, one attached to the centrifugal, the other to the centripetal xylem. According to this the author regards *Cephalotaxus* as the most ancient of the coniferous genera and says that it is to be expected that it will exhibit in its most primitive organs similar characteristics as those we find in Cycads and in *Ginkgo*. And then he continues „Now the most primitive foliar organs of any plant are, to my mind, the *cotyledon* and the *ovular integument*" (p. 318).

Whether we may agree with this opinion, and as to the comparison with *Ginkgo* and the Cycads I will speak about in the discussion.

---

§ 27. *Torreya nucifera* Sieb. et Zucc.

Literature: Coulter and Land (52), Oliver (100), Pilger (117).
Material: Bot. Gard. Rome.
„ „ Tokio.

The female strobili of *Torreya* are borne in the axils of the lowermost leaves of short shoots and usually they occur in pairs on very short axillary branches. The number of them is different and varies from two to six on one strobiliferous shoot, but the upper pairs never come to maturity and only the lowest one produces the large plum-like seeds.

The branch on which the strobili arise is much reduced and bears only a few pairs of leaves; in the axil of one or more of them a strobilus occurs. This is composed of two pairs of decussate bracts surrounding the terminal ovule, which in a young stage is provided with one integument only and an annular wall at its base, but soon the latter develops and envelops the whole ovule as a

thick fleshy cupule, or second integument as it is called by some authors.

This outer envelopment overtops the inner-one in a mature condition with two m.M. leaving a free cavity between them in the upper region, lower-down near their base both integument and cupule are concrescent, a well-defined cuticula marking the line of their fusion. The cells composing this outer coat are soft and parenchymatous, a great number of large resin-cavities lying between them.

According to Oliver (100) nucellus and inner integument are completely free at first, but soon by an extensive intercalary growth, beginning in the chalazal region, the free portion between them begins to vanish more and more, till in the mature condition it may represent only one-twentieth of the entire length of the seed.

Fig. 8. *Torreya nucifera*; longitudinal section through the ovule; cupule with mucilage cavities, stony layer dotted, inner fleshy layer and nucellus, „ruminating" nucellar tissue.

The inner integument is differentiated into two distinct layers, an outer stony layer and an inner fleshy one. As is the case in *Cephalotaxus* both layers become free from one another in the micropylar-region of the seed, and are rather clearly to be distinguished lowerdown also when the hardening of the sclerotesta has not yet taken place, for this layer is composed of small isodiametrical cells, sharply

marked from the lange elongated ones of the endotesta.

Above the level of separation of the stony coat and the endotesta, the latter becomes free from the nucellus, which in its turn points with its sharp apical portion into the cavity formed by the innermost layer. In this way three cavities are formed one above the other, respectively by the cupule, the sclerotesta and the endotesta, and into which are pointing by turns the micropylar beak of the stony coat, that of the inner fleshy layer and the top of the nucellus. Thus the micropylar tube may be compared to three funnels, shoved one on the other with their narrowest opening turned upwards.

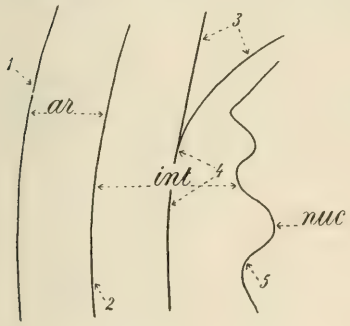


Fig. 9. *Torreya nucifera;* part of longitudinal section through the ovule to indicate the places where a cuticula was found;

1, 2 and 5 véry distinct cuticulae, lining the arillus, integument and nucellus. 3. cuticulae very faint, 4 no cuticula, 3 and 4 place of separation of sclerotesta and endotesta.

To distinguish the limits of the different layers, I used the cuticula reaction of van Wisselingh (171) already described for *Cephalotaxus*.

A very peculiar behaviour, characteristic of *Torreya*, is what we may call the „rumination of the nucellus, a very irregular invasion of the endotesta by the nucellar tissue. For a more detailed treatment of this progress, I may refer to (52) or (53).

At the base of the seed two vascular bundles enter the arillus, running upwards close to the woody integument. The orientation of xylem and phloem is normal, the xylem lying at the innerside, the phloem outside. They often divide but then the different branches always reunite at the level of separation of the integument and cupule.

Here at opposite sides of the seed, both bundles traverse the stony coat and the soft endotesta where they fork and encircle the base of the free apex of the nucellus till they meet forming a closed ring.

In a ripe condition the stony coat is circular in outline, at any rate lacks any indication of angles or ribs. The apical region of the seed is a very remarkable one (see: Oliver 101, pl. 14, fig. 13). The micropyle lies in the centre of a ridge, below which on both sides of the seed, two shield-like areas are to be seen, covered by a thin translucent membrane representing the outer surface of the integument, where it is free from the cupule. A few millimetres below the top of the seed in the plane of the micropylar-ridge, two projecting papillae are present on the stony coat, indicating the place where the vascular bundles broke through the testa.

§ 28. *Taxus*.

Literature: Dupler (56), Pilger (117), Robertson (123), Sahni (124a).
Material: see table p. 283.

The ovule bearing organ of *Taxus* consists of a primary shoot and a secondary one. The primary shoot arises in the axil of an ordinary leave and bears a number of little brown coloured scales in spiral order; in the axils of one or two of the uppermost ones the secondary shoot is borne. In the latter case, when there are two, the primary shoot ends as a little knob between them. The secondary shoot, developing a season later than the primary one, bears three pairs of decussate bracts or scales,

larger than those of the primary one and green through the existence of chlorophyl in their cells; the first pair of those bracts standing transversely to the fertile scale of the primary shoot. At the top of the secondary shoot between the uppermost scales the ovule develops.

Whether the ovule is borne by one of the scales, functioning as megasporophyl, so that ist is a lateral structure, or it is standing terminal at the top of the axis, is an unsolved question, as the megasporophyl is not clearly to be distinguished. The morphological position has been much discussed by different authors, but I will not repeat their views here, a summary of them being lately given by Dupler (56).

The ripe ovule consists of a thick, fleshy, red coloured arillus or cupule, surrounding a central part formed by the nucellus and the integument. In a young condition the arill is not yet to be seen, but about the time of pollination, the arill begins to develop as an annular wall round the base of the ovule. First it is green coloured and thin, but when the seed becomes mature it enlarges rapidly, forming a mass of large delicate walled, succulent cells, covered by a small-celled, pigmented epidermis, containing numerous stomata.

Amongst a great many seeds I examined, I found two, of which this arill was split, thus giving the impression of being two lobes, fused at their base. The arillus in *Taxus tardiva*, also in the ripe condition, remains very short and appears to be a dishlike swelling at the base of the seed.

The integument, being wholly free from the arillus, is composed of four layers: an outer very thin leathery membrane, a fleshy layer very thin too and a rather thick stony layer, at the innerside of which a papery membrane is to be seen.

The thin fleshy layer covered by the leathery mem-

brane I regard as a real, though very reduced sarcotesta covered by a hypoderma and epidermus.

It has been supposed, that these layers belong to the sclerotesta the cells not having developed the stony character (Dupler, 56). „It would not be necessary to regard a layer or two of cells overlying it (the hard coat) as representing the outer fleshy layer". (Coulter and Chamberlain, 51). In comparison however, with other already described seeds, I am inclined to maintain my opinion.

The other two layers, the stony coat and the papery one are homologous with the sclerotesta and endotesta of the other gymnospermous seeds.

Outside distinctly pronounced ribs are to be distinguished, running from the micropyle till half way down the height. Their number varies and amounts two, three or four. At the micropyle sutures underlying the ribs are to be seen in transverse sections. The form at the base of the seed where it is attached to the axil agrees with the number of ribs in the micropylar region, and is oval, triangular or square, according respectively to the number of ribs; being two, three or four. The following table indicates the number of ribs, for the examined species and varieties. (See page 65). The number of seeds with two ribs hardly dominates over which have three, and those with four ribs too are very frequent.

At the micropyle there are often some lips to be observed as in *Ginkgo*, mostly two in number, but they are not always to be seen and when present do not correspond with the ribs.

In a young stage of development the nucellus is entirely free from the integument, but after fertilization, when the chalazal region has its greatest activity of growth, nucellus and integument become united in their lower part.

Name.	Botanical Garden.	total number of seeds.	2 ribs.	3 ribs.	4 ribs.
Taxus baccata var. *pyramidalis**	Madrid	23		10	13
„ „ „ *horizontalis**	Groningen	122	83	38	3
„ „ „ *adpressa**	Wurzburg	68	34	34	
„ „ „ *fastigiata**	Rome	68	7	40	21
„ „ „ *elegantissima**	Groningen	41	29	12	
„ „ „ *hibernica**	Groningen	128	83	34	11
„ „ „ *pendula**	Bonn	30	13	13	4
„ „ „ *Dovastoni**	Bonn	36	22	13	1
„ „ „ *Dovastoni**	Edinburgh	24	18	6	
*Taxus cuspidata**	Sapporo (Japan)	31	23	8	
„ *disticha*	Groningen	152	99	53	
„ *tardiva*	Rome	46	13	23	10
		769	424	284	63

As in *Cephalotaxus* and *Torreya* the endotesta becomes free in its upperpart from the stony layer and covers the nucellus, without being fused with it.

The nucellus itself is bordered by a well differentiated epidermis. The embryosak within enlarges very rapidly after fertilisation, so that when the seed is mature, the nucellar tissue is only represented by a thin membrane.

The micropyle after pollination „becomes closed by the centripetal radial growth of a portion of the inner epidermis of two sides" (56).

At the base two to four vascular bundles enter the ovule at opposite sides, running through the integument almost to the micropyle. Their course corresponds to the ridges on the testa, sometimes the number being three or four. The two vascular bundles are formed by fusion out of four bundles in the axis, beneath the base of the seed,

in cases when there are three or four the fusion of one or both pairs does not take place.

The axil and nucellus are both lacking vascular supply.

Gnetales.

§ 29. *Ephedra americana*. Humb. et Bonpl.

Literature: Land (83), Lignier et Tison (88), Thoday and Berridge (155).
Material: Bot. Gard. Groningen.

The female strobilus of *Ephedra* stands in the axil of the ordinary scale-like leaves, which are decussate on the nodes of the main axis. Sometimes the axis bearing the cone is branched, as is mostly the case with the staminiferous ones where are two lateral strobili with a terminal one standing between them. The strobilus is formed by an axis with, as a rule, three pairs of decussate bracts, the uppermost pair of which is fertile only. Each pair is more or less connate, forming three cups above each other, the lowest one being small, the upper one very large. Within this uppermost cup mostly two ovules are placed, arising in the axils of each of the bracts, with the apex of the axis between them. Sometimes both ovules are fused with their integuments, two nucelli being present within, but it also often occurs that only one normal ovule is found, standing in the midst of the surrounding fused bracts.

When ripe the bracts become succulent and of a red colour, the composing bracts hardly being to be distinguished. In the tribe *Alatae,* is a greater number of opposite standing bracts, which are not fused, and become membranous instead of succulent when the seed ripens.

Thoday and Berridge (155) suggest that it is pro-

bable that formerly more than a single whorl of bracts were fertile, having found a cone of *E. altissima* with small masses of abortive tissue in the axils of the bracts next below the fertile ones, suggestive of undeveloped sporangiophores.

Occasionally a female flower is found in a staminate strobilus.

The ovule is composed of two coverings, an outer and an inner one, and a nucellus.

The outer integument, or perianth as it is called by some authors, is entirely free from the central part and is connate with the inner one at its base only. It contains two, three or four ribs and according to Coulter and Chamberlain (51) „appears first in two distinct parts" (p. 378), It is built up of two layers, an inner fibrous one, comparable with a sclerotesta and an outer layer, composed of great brown cells covered by an epidermis which may be homologous with a sarcotesta.

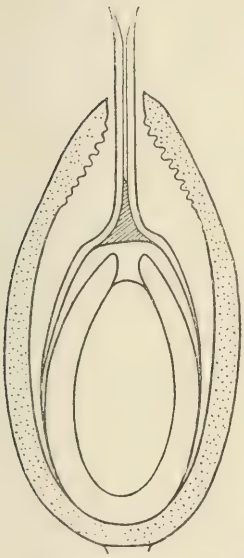


Fig. 10. *Ephedra americana*; longitudinal section through the ovule; outer integument, inner integument with a long micropylar tube closed by a prop of mucilage, nucellus with pollenchamber and large prothallium within.

The inner integument is never more than two cells thick, which are thin walled and parenchymatous, and in its upper part is prolonged in a very long micropylar tube, reaching far beyond the strobilus. At its inner side the micropyle is cuticularised.

The nucellus, concrescent for two thirds of its height with the inner integument is sharply demarcated with its large empty cells from the smaller ones of the

integument. Within the nucellus is a large embryosak, and at the top a characteristic deep pollenchamber is formed. After fertilization, when the embryo enlarges, the nucellar tissue becomes thin and in the ripe seed it remains as a papery membrane.

The outer integument bears on its inner surface in the micropylar region several papillae, serving to close the cavity between the micropylar tube and the outer covering. In the micropyle itself a drop of mucilage is segregated, which becomes a hardened mass after pollination, closing the entrance to the pollenchamber.

At the base a ring of vascular bundles enters the ovule and divides into two systems, one running in the outer integument, towards its apex, agreeing in number with the ribs on the stony coat, and one in the inner integument as far below as the level of separation of nucellus and integument and consisting of two rudimentary vascular bundles.

There are many different views about the value of the two coverings of the ovule. Strasburger (147) regards the outer coat as equivalent to a pair of leaves but in (150) he changes his opinion and calls it outer integument. Lignier (58) says that the outer covering is composed of a whorl of three leaves, the outer one of which is more or less abortive, whilst the inner envelope consists of three carpels, of which one only is developed and the others rudimental. Van Tieghem too regards the outer investment as a fusion of two leaves. Finely there are many botanists, who consider them integuments both, but in the discussion I will return to this.

§ 30. *Gnetum.*

Literature: Beccari (12), Berridge (19, 20), Karsten (76, 77, 78), Lignier et Tison (90), Lotsy (92) Pearson (114, 115), Thoday (153, 154).

Material: *Gnetum funiculare* Blume. Bot. Gard. Buitenzorg.
„ *moluccense* Karst. „ „ „
„ *Gnemon* L. „ „ „

The female strobilus of *Gnetum* consists of a long spike-like axis bearing at intervals on the nodes connate decussate bracts, having in their axils a ringshaped swelling of the axis. On this cushion the ovules are developed by localized growth of the tissue (Thoday, 153). In each axil five to eight ovules or „flowers" are present, which consist of a nucellus invested by three envelopes.

As in *Ephedra* there are two kinds of female flowers, those borne on an ovuliferous strobilus and those occurring in the upper portion of the staminate cones. The latter ones are different from the former in lacking the middle of the three coverings. Usually these incomplete flowers have no function, but when in rare cases they are fertile, the three envelopes are developed (Lotsy, 92). It is said (Karsten, 77) that the middle one in a young condition is always to be found, but gradualy disappears during the development.

The outer envelopment or „perianth" becomes very succulent when ripe and is orange, red or green coloured. It encloses the whole of the seed, but from the base it is free from the central part for its greater portion, except in *Gnetum scandens* where it becomes fused with it. The composing tissue is formed of great parenchymatous cells, and resembles that of the cushion bearing the ovuliferous structures.

The middle and inner coverings are real integuments and are therefore called the outer and inner integument.

The outer integument arises from the undifferentiated mass of tissue at the base of the ovule just above the perianth, and is free from the two other coverings, except in the above mentioned case of *Gnetum scandens*, where it is fused with the outermost envelope. At the top it expands, forming a thick wall round the lower part of the micropylar tube. The outer integument is composed of several layers, which are more or less differentiated in the several species. The innermost zone contains many sclerotic fibres, which become lignified and form the sclerotesta. The other layers, which are more fleshy, but in some species as in *Gn. scandens* become lignified too, may be distinguished, as Thoday (153) does, in an outer fibrous zone, a hypodermal strand and a palisade layer, but as a whole are comparable with a sarcotesta. In its upper part the sclerotesta is angular and in transverse section is star-like, thus giving the impression of being composed of four or five valves.

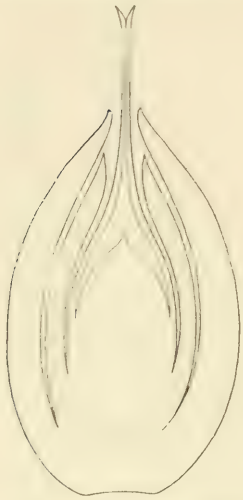


Fig. 11. *Gnetum Gnemon:* longitudinal section through the ovule; cupule, outer integument, inner integument with a long micropylar tube and the nucellus.

The inner integument is a thin layer, in the ripe seed represented by a shrivelled papery membrane, upwards it projects as a long micropylar-tube far beyond the ovulum. At its apex the micropyle ends in four or five slips, agreeing in number and position with the angles on the sclerotesta.

After fertilization has taken place the micropylar tube is closed by a remarkable blocking-tissue at its base, for-

med by a secondary growth of the tissue of the walls, which becomes lignified.

The nucellus is concrescent for its greater part with the inner integument and ends in a sharp nucellar beak pointing in the cavity formed by the inner integument.

The vascular supply is composed of three systems one in each of the envelops. For *Gnetum Gnemon* it is described by Berridge (20) and for the *Gnetaceae* in general by Worsdell (178).

Each of the 12—14 bundles entering the base of the female flower, at the level of insertion of the perianth give off two traces in this covering and then continue their way to supply the two integuments. All these bundles are well developed and branch often, running in the perianth and outer integument to the top, and in the inner one till reaching the level of separation of this and the nucellus, But also one or more can be traced in the base of the free part of the integument [1]).

There has been a good deal of discussion as to the three coverings; they have been considered as three integuments (Strasburger, 147), as a perianth and two integuments (Beccari, 12) and as two perianths and one integument (Lotsy, 92). In the discussion I shall say more about this.

---

[1]) Above the level at which the branches in the perianth are given off, a curious complex of vascular tissue is to be seen. It has been supposed bij Miss Berridge (20) that these tracheids are „the vestiges of a vascular supply of some whorl of organs, which was situated between the outermost covering and the outer integument of the ovule" (p. 990). It „may indicate that the ovule was primitively surrounded by a whorl of male flowers. If this were the case the female inflorescence of *Gnetum* would have been originally compound and bisexual and from such a form the existing male inflorescence can easily be derived." (p. 992).

§ 31. *Welwitschia mirabilis* Hook f.

Literature: Church (48), Hooker (72), Lignier et Tison (89), van der Meulen (94), Mc Nab (96), Pearson (112, 113), Strasburger (147), Sykes (152).
Material: collected by N. Barends in Pforte near Swakopmünd (Z. W. Africa) and present in the Botanical Laboratorium of Groningen.

Since the first discovery of *Welwitschia mirabilis* in 1860 a good deal has been written about this strange plant and especially about the morphology of the „flower". Apart from the many opinions expressed as to the systematic position and the possible connexion with either the *Bennettitales* or the *Angiosperms*, there exists a rather extensive literature about the construction and the morphological value of the different parts of the female fructification.

And especially in this domain of the morphology it seems to be actually the rule that each new investigator gets an other insight in the matter and gives other names to the different parts accordingly. So it is not possible for me, as I always tried to do in these descriptions to render the real conditions in a purily objective manner, without take with the names part once more of some inductive or deductive qualification of the „flower" organs. Therefore it seems best to me to mention a few descriptions from the literature and then to try to find the right interpretation with the help of my own observations.

The female strobili are monosporangiate but the male strobili are morphologically bisporangiate, namely in this case female organs occur between the microsporophylls, but then they do not function. We cannot yet speak here of macrosporophylls on account of a reason to be mentioned later on.

Both specimens of strobili are found on separate plants, *Welwitschia* therefore is dioecious.

The female strobilus is ± 7 c.m. long and consists of four regular orthostichies of bracts, owing to which a more or less square shape is formed. At the base and also at the top these bracts are sterile, but in the middle they bear in their axils, „in the accurate median line, what are regarded as the ovuliferous or carpellary flowers, as definite stalked axillary formations, the whole cone being a bi-axial structure" (48 p. 120).

It is generally accepted that the strobilus is compound except by Sykes (152), who regards it as being a monaxial structure. The figures of Church (48 pl. 9—13) explain his point of view sufficiently to my opinion and he rightly observes besides: „The bi-axial hypothesis holds because there is no real evidence against it, that is to say it is the simplest statement of the facts of observation" (p. 120). Later on we shall see that this opinion is strengthened by other arguments.

The structure of the flower or better of the strobilus of the second order, is quite simple. It is composed of an outer envelopment, being flattened in the tangential plane, parallel to that of the bracts. Lateron it elongates still more also in the tangential direction, and then forms a broad, membranous wing around the seed, serving for the dispersion. Inside we find a terminal ovule enclosed by a distinct integument.

When maturing, the seed becomes oblong and is filled for the greater part with endosperm. The perisperm (the nucellar-wall and the integument) remains only as a thin membrane, whereas the nucellar apex, which reaches here a considerable length, is still attached to the top as a shrivelled mass of tissue. Miss van der Meulen (94) who publishes her opinion about this subject says „Het door het bloemdek ingesloten zaad is langwerpig en bestaat voor het grootste gedeelte uit endosperm, waaromheen het perisperm zit in den vorm van een vliesje, dat aan de top

tot een kegelvormig mutsje verdikt is. *Het integument wordt bij het rijpen opgeheven en omgeeft alleen maar het bovenste derde deel van het zaad*" (p. 14) [1]).

This is not correct, the membrane surrounding the endosperm, splits as to say in two, at one third from the micropyle, it being out of question that one of the two membranes should be freely attached to the other, like for example the calyptra on a sporogone of the mosses. Here also the nucellus is concrescent with the integument to „shoulderheight" as is the case in nearly all Gymnospermous seeds. The membrane surrounding the endosperm is formed by a narrow fusion of the nucellar wall and the integument, wheras both remain free from one another at their apex, even in the ripe condition of the seed.

Lignier et Tison (89) mention the occasional occurrence of bracts at the base of the outer envelopment. „Exceptionnellement, dans cinq fleurs qui toutes se trouvaient près de la base des cônes, nous avous observé, au-dessous de l'enveloppe ailée, *deux petites bractées situées dans le plan tangentiel*" (p. 129).

The occurrence of these bracts in the lowermost part of the strobilus, where generally, as I have pointed out in *Ginkgo*, the possibility is greatest to observe a more primitive stage, may perhaps indicate that the absence of these bracts in other cases is a secondary feature. In this way they strengthen the opinion, to regard the strobilus as a compound one, for these bracts must necessarily be borne on an axis of the second order.

To form a clear idea about the structure of the female strobilus, and the value of the different segments, we now have to pay our attention to the male strobilus.

This consists of an axis with four rows of decussate bracts like the ovulate one does, but it is smaller, the

---

[1]) I cursivied.

total length varying from 2—4 cM. The lower and upper bracts are mostly sterile, in the axil of the middle ones two pairs of decussate bracts of second order are borne by a short axillary branch. The first pair stands in the transverse plane and is formed by two keeled membranous scales, flattened in the same plane. These are followed by the median pair which is fused in its lower part and forms a bowl-shaped envelopment with two short round lobes. This pair encloses the innermost organs of the bud entirely and may be compared with a true perianth. For now two whorls of organs succeed, which may be called by the names of androecium and gynaecium. The former consists of a series of six, seldom four or five, stamens, which are fused at their base forming a tube, and each one ending at their top in a terminal peltate synange composed of three sporanges. I will not enter into details, whether we have here a whorl of six segments (Hooker, 72), or two lower stamens and four higher ones (Strasburger, 147), or two decussate stamens bearing each three anthers (Lignier et Tison, 89; Mc Nab, 96; Pearson, 112, 113), for this would lead me away from my proper subject. There are no convincing arguments to prefer the second and third interpretation to the first one, which is undoubtedly the simplest statement of the facts.

The gynaecium looks equally simple, and at first sight it would not be supposed, that there is so much difference of opinion about it. A central cone-like mass of tissue, the nucellus, is surrounded by a thin integument, which protrudes into a tube above the nucellar-apex, reaching the level of the tops of the stamens, and ending there in something like a stigma, a flat disk covered with papillae.

It is evident that a superficial contemplator takes this organ to be a pistil with stigma, as it gives entirely the impression of it, but also investigators, who made a more serious study of the flowers of *Welwitschia* have been

temped by the external appearance. Mc Nab (96) calls it an ovarium, consisting of two median carpels, where as Lignier et Tison (89) speek of four carpels, of which two are lying in the median plane and two in the transverse one.

The reason why they take these organs for carpels is probably to be found in the fact previously mentioned, that there is a strong resemblance between the gynaecium and a pistil and also in the desire to regard the flower of *Welwitschia* as an angiospermous type. If we could speak here of a pistil, an organ formed by carpellary leaves, the integument would have disappeared entirely, whereas also the nucellus has been reduced to a conform parenchymatous mass of tissue filled up with starch. However, it would be rather strange if an organ as the integument, which has such an important function in the Pteridosperms and Gymnosperms and has attained such a high degree of development, would have suddenly disappeared without leaving a trace behind, whereas a quite different organ like a pistil has come in its place, in a defined angiospermous type, and then even in a functionless organ!

In the fertile ovule of the female flower, a normal integument is undoubtedly present, there being no question about a pistil. And it cannot be accepted that in a functionless organ, representing doubtlessly a reduced state, a higher degree of development should have been acquired, than in the same organ, on the same plant, which really has its function.

The gynaecium in the male flower may be regarded as consisting of a reduced sterile nucellus, invested by an integument originating at its base, and being quite homologous with the integument of the female flower. The stigma-like apex gives certainly rise to some wonderment, but it should be in no case an objection to this interpretation.

Church (48) says of it; „the flattened stigma head, at first sight a new departure, is only an enlarged funnel with closed aperture, the essential and special feature of which consists in the remarkable specialisation of the epidermal cells of the expanded lips. The large rounded papillose cells, the outer walls of which are strongly thickened and pitted, the lumen being almost obliterated in the papillae, are certainly not secretory, but indicate a marked xerophytic structural adaptation, the papillae being restricted to the disk surface, and the edges of the lips, so far as to exactly close over the aperture to the tube". (p. 135.)

Sofar the description of the female and male strobili, the next will be a comparison between both and a determination of the morphological value of the various organs, which has not yet been given in the description.

It is evident that we must try to find a same foundation for both kinds of strobili, but immediately there are a great many difficulties. The best way to make this clear will be in discussing the comparison made by Lignier et Tison (89).

The first cyclus of organs we see are the two small transverse bracts in the male strobilus of the second order and with these, both bracts correspond, which have been found a few times at the base of the female strobilus of the second order. The second whorl, the perianth of the male flower has entirely disappeared in the female one. So far there is not much difficulty in comparing the two(!) but now comes a less acceptable homologization. The staminal series in the male flower should be equivalent to the winged envelopment in the female one. „Le verticille III qui produit l'enveloppe ailée, malgré sa différenciation si spéciale ne peut être assimilé qu'au verticille staminal. Le nombre des faisceaux sortants n'est, il est vrai, pas le même dans les deux cas; mais il ne semble pas douteux

que cela provienne d'une adaptation tardive intervenant probablement au cours d'une réduction considérable de l'appareil staminal tout entier" (p. 150). This is still rather acceptable according to Lignier, but now he begins to hesitate himself: „Où les difficultés commencent à devenir sérieuses, c'est dans l'interprétation des parties supérieures de la fleur" (p. 151).

As it is said formerly, Lignier regards the integument of the male flower to be a pistil composed of four carpels and this he supposed to be homologous with the „ovary" of the female flower: „il semble bien que l'enveloppe interne (ovaire) de la fleur femelle corresponde encore à l'enveloppe interne de la fleur mâle et de même pour le nucelle" (p. 151).

In the latter case he compares two organs, which are to my opinion homologous indeed, but as he starts from a wrong supposition, he is obliged to give a rather forced interpretation for the whole. Namely as he has accepted that the „pistil" of the male flower consists of four carpels, he will demonstrate that the thin membrane around the nucellus in the female flower is also built up of four carpels, which doubtlessly represents a true integument: „En somme, nous croyons que dans la fleur femelle, comme dans la fleur mâle, il existe un ovaire uniloculaire formé de quatres carpelles coalescents" (p. 155).

In the preceding part I have already pointed out that it is more reasonable to regard the envelopment, surrounding the nucellus to be an integument both in the male and in the female flower.

There is still one feature worth considering, which, though having little value of its own may probably be important in the connection in which we have treated the integument. Pearson (112) says: „The integument next appears as an equal ring, eventually becomes slightly and unequally lobed in the antero-posterior plane, each lobe being further

incised" (p. 284). Lignier (89) has controled this but has not seen a clear lobing in this plane, though present in the tangential one: „une fois, dans une fleur âgée le tube stylaire [1]) semblait se terminer par quatres lobes, deux moins courts dans le plan tangentiel et deux à peine indiqués dans le plan radial" (p. 130).

How far this lobing stands in connection with eventual sutures, as up-to-now we have observed in nearly all gymnospermous seeds is not mentioned and I have not been able myself to examine this, through lach of material of the required age. Therefore we may not attach much value to it, though the presence of lobes may be noticed yet.

There is still the question as to the value of the outer envelopment of the female flower. To homologize this organ with the androecium of the male flower as Lignier does, seems to me rather far-fetched and is not proved by any argument. His only intention is to explain both strobili according to one fundamental plane, but the difficulties we meet with here are too great to accept this without more. Hooker (72) and many others after him call it „perianth", a whorl of sterile bracts, surrounding the fertile ones. Miss Sykes (152) regards it to be an outer integument and has been induced to this, on account of the place of the embryosac. In *Welwitschia* this lies on the same level with the outer envelopment as the embryosac in *Lagenostoma* with regards to the cupule and in the other gymnospermous seeds with regards to the integument. It seems to me that this is not a very strong argumentation, but in the next chapter I will explain my view on this subject.

[1]) Here the integument of the female flower.

CHAPTER III.

Discussion.

In the first place we have seen that the organs which in some cases envelop the macrosporanges of the Isoetales, Lycopodiales and Filicales [1]) are thin membranous outgrowths of the sporophyll. Their function is not yet very important and probably they serve to strengthen the wall of the sporange. A differentiation of the cellular tissue or an other characteristic, indicating a more important task is still absent. Therefore they are distinctly marked off from the testa of the pteridospermous seeds, which immediately show an other feature. The thin membrane investing the sporanges of the Pteridophytes, with no trace of composing units, is replaced here by a solid tissue, several layers thick, provided with a vascular system and exhibiting the indications of a multiple origin in several ways.

On account of this we may accept that the indusia are not homologous with the integuments of the higher developed plants and therefore we may exclude them from a further comparison.

Now we come to the pteridospermous seeds and it will be my intention to compare them in the first place mutually. Afterwards I will discuss the results obtained from my

---

[1]) From the Filicales I have described no specimens, because the features exhibited there are well known, and I could not add any new observations.

investigations upon the seeds of the Cycadales, Ginkgoales, Coniferales and Gnetales in connection with the insight we get here about the integumental origin.

The seeds I have described, and which represent the most characteristic specimens of the discovered fossil seeds, are easily to range in a series, suggesting a possible line of evolution. I do not mean to say that they have originated from an other, but that the tendency of investing the macrosporange, has developed in one seed a higher and more differentiated and specialized organ than in the other. So that the supposition arises that the highest developed organ has not been formed all at once, but has passed through the lower stages.

The most primitive stage is probably represented by *Physostoma*. The testa clearly indicates an origin from several segments, which are entirely free at the top, and though connate at their base, they also show there distinctly their original separation. A differentiation of the tissue has not yet taken place, but an attempt for more protection has been disclosed by the formation of a thick hair covering at the outerside.

Lagenostoma and *Sphaerostoma* are higher developed. In both the units, composing the integument are more closely fused and are recognizable only by the ring of loculi around the micropyle, and the vascular bundles, ending in them. A cupule is present in both seeds and probably in connection herewith the differentiation of the testal-tissue is not much advanced. In *Lagenostoma* a palisade layer is present, corresponding with the hypoderma in *Sphaerostoma*, which consists of a layer of sclerotic cells. These layers are apparently the first indications of the later sclerotesta.

Finely *Trigonocarpus* and *Mitrospermum* have reached the highest degree amongst the Pteridospermae. In the integument of both there is a much slighter markation of

the units. Traces of them are principally pointed out by the main-ribs, and as in *Trigonocarpus* by three small sutures at the micropyle. The testa is composed of the three characteristic layers, which appear in nearly all Gymnospermous seeds and are here already present in the most differentiated condition.

Externally a very striking difference between *Trigonocarpus* and *Mitrospermum* is the round shape of the former in transverse sections, contrary to the flat shape of the latter seed. Both types the threemeric and the twomeric occur among the gymnospermous seeds.

Though the number of integumental units is not a constant one, and there is always a good deal of fluctuation in it, it varies around a middle-worth, characteristic for each genus. It is suggested by Oliver (104 p. 102) that a great number of units or slips represents a more primitive stage, and he composes a series of them, in which *Physostoma* with about ten tentacles stands highest then coming *Lagenostoma* with nine, *Sphaerostoma* with eight a. s. o. Amongst the Trigonocarpeae this variability seems to be less fluctuant according to Salisbury (126 p. 71).

These series show us that there is a gradual transition between a primitive stage of the testa in which it is composed of a great number of units to that one of their entirely fusion with only slight indications of their multiple origin.

The ovules are always borne on leaves, slightly different from the ordinary trophophylls and bearing resemblance to the fertile fernleaves. Strobili are not formed.

The value we may attribute to the cupule of *Lagenostoma* and *Sphaerostoma* is of great importance. And though this is still uncertain, it may be quite possible for the present, that those cupules are formed by the pinnae of the sporophyll bent around the integument. When in

Sphaerostoma a plane of dehiscence is formed between cupule and integument, preparing the shedding of the seed, and in *Gnetopsis* (135) a similar envelopment encloses two to four seeds [1]), this may be a proof for the supposition that the cupule is not homologous with an outer integument. An integument is always a permanent investment around the nucellus, therefore the cupule may be regarded somewhat as a modified sporophyll or a part of it. The protecting influence, of the cupule, during the connection of the seed to the motherplant is well pronounced by the lack of differentiation of the integument.

The free position of the nucellus within the testa is a primitive state, mostly the case in the young ovules also. By a subsequent growth in the chalazal region, the fusion of nucellus and integument is accomplished. This coherence in the fossil seeds is difficult to control, as the soft tissues of the nucellus have loosened and are collapsed. In all cases the top remains free and then forms the lagenostome or pollenchamber.

A real micropylar tube is not yet formed in *Physostoma*, because the tentacles have not closed and fused. In *Lagenostoma* and *Sphaerostoma* also it is still less developed, the nucellar-apex being on the same level with the surrounding lobes of the canopy. At first in *Trigonocarpus* and *Mitrospermum* the tube becomes longer and also in this respect we get more the gymnospermous type.

A second group of plants, to which we now have to pay attention are the Cycads. Amongst them the genus *Cycas* is distinctly characterized as concerns the place and the structure of the ovule. A single sporophyll is still present here, whereas in the other genera a strobilus

[1]) The seed of *Gnetopsis* I have not described, because the mentioned feature excepted, it is not much different from *Lagenostoma* and *Sphaerostoma*.

occurs. The ovule is bilateral symmetrical and shows no trace of a multiple origin of the integument, contrary to that of *Macrozamia*, *Ceratozamia*, *Encephalartos* a.o. where distinct slips or lobes on the sclerotesta around the micropyle are to be seen, the number of which may be different variing from 7—16. The ribs on the stony coat correspond with the grooves between the lobes in the apical region, but they are not always very distinct and often secondary ribs occur between the principal ones as is the case in *Trigonocarpus*. They correspond with the vascular bundles running in close proximity to them in the sarcotesta. Though we may not attribute too much significance to the ribs and vascular bundles alone, they are of much value, when they correspond with lobes around the micropyle.

Here the testa is undoubtedly composed of units and from the pteridospermous seeds, *Lagenostoma* represents the type to which the Cycadean seeds resemble most. A further comparison, however, is not to be made.

In what connection *Cycas* stands to the other genera is difficult to say, and whether its ovule represents a reduced structure, the two vascular bundles in the sarcotesta being the remnants of an originally composed system, according to Miss Stopes (145), is not to be determined. Her comparison of the ovules of *Cycas* with *Lagenostoma*, from which she concludes that the integument of the Cycadean ovules should be of double origin is rather risky. In the first place *Cycas* does not exhibit the most characteristic type of Cycadean ovules, so that it should be better to take for example *Macrozamia*, which resembles *Lagenostoma* most. And secondly she bases her theory entirely on the probably accidental similarity of the vascular system in cupule and testa of *Lagenostoma* on one hand, and that in sarcotesta and endotesta of *Cycas* on the other. She concludes from this that the sarcotesta of

Cycas should be homologous with the cupule of *Lagenostoma*, and that the testa of the Cycads should be composed of two originally free layers accordingly. And as the sarcotesta of *Cycas* belongs to a true integument she calls the cupule of *Lagenostoma* an outer integument. We have seen that the cupule of *Lagenostoma* does not appear to be an integument, but as long as we do not know this accurately, we may certainly not homologize it with an organ, that is much higher specialized and give it the same name. Besides, the differentiation into the three layers, occurring in those organs too, which have arisen undoubtedly from a single whorl of units, as in *Trigonocarpus*, *Ginkgo* a. o., there is no reason to speak of a double origin, only on account of a probable resemblance in orientation of the vascular bundles.

Salisbury (127) has already published about the relation between *Ginkgo* and *Trigonocarpus*. Here I may add a point of apparent resemblance, which Salisbury did not notice, viz. the clearly visible sutures at the places of the ribs in the apical region in a young stage of development of the ovule of *Ginkgo* (fig. 6). These sutures support the view of possible connection between the seeds of *Ginkgo* and *Trigonocarpus*, which had been supposed by the great frequention of three-angular seeds, investigated by Affourtit and La Rivière (1).

This feature is also exhibited more or less in all the other gymnospermous seeds. The occurrence of two, three, four or five ribs on the stony coat is a very common thing. For *Cupressus* (140), *Pinus* (64) and *Ephedra* (51) it has been observed that the integument originates as two separate papillae between which a third one, the nucellus. Undoubtedly it occurs also that the integument is formed of three or more projections, but till now no great attention has been paid to it, otherwise it would not have

been possible that hardly anywhere the great number of triangular seeds has been mentioned.

Sometimes as is the case in *Callitris* the layers in the integument have not been differentiated, probably in connection with adaptations to the dispersion of the seed. Here the testa is dry and membranous, whereas the nucellar tissue is soft and well developed, in *Thuya*, however, having a differentiated testa, the nucellus on the other hand becomes dry and papery. Thus it is obvious that the differentiation of the integument has a clearly physiological meaning, it is the leading tendency amonst all seeds. The dense haircovering in *Physostoma* forms the first indication of a better enclosure and protection of the germinating macrospore. The cupules of *Lagenostoma* and *Sphaerostoma* accomplish the function elsewhere performed by the differentiation of a sarcotesta, which is also the case with the cupules of *Torreya* and *Gnetum*.

The arillus of *Taxus* is homologous to all appearances with the cupule of *Torreya*. The first is less developed in comparison to the latter and in connection herewith the testa in *Taxus* is still differentiated in the three layers, whilst in *Torreya* the cupule has performed the function of the sarcotesta, an outer fleshy layer not being formed by the integument. In both cases the megasporophyll is not to be observed, whereas in *Cephalotaxus*, having no cupule, it is very distinct. Therefore the suggestion may be ventured that both enveloping organs have been formed by two decussate sporophylls, each bearing originally one ovule. One of the ovules has been reduced and suppressed, so that the other has become terminal, invested by the two fusing sporophylls.

The two opposite vascular bundles in the cupule of *Torreya* (having a normal orientation in contrast with those in the sarcotesta of *Cephalotaxus*) and the case I found in *Taxus*, in which the aril was divided into two

lobes, may strengthen this view. In the normal strobilus of *Ephedra* we may observe the same thing; generally there are two uppermost bracts fused together for the greater part and still bearing one ovule each, but often it occurs that the latter are fused with their integuments and finally it is found that only one ovule, then being terminal, remained.

In *Gnetum* also, no trace of a megasporophyll can be observed but a thick cupule envelops the terminal ovule. It is most probable that this outer investment represents the two fused upper sporophylls, from which only one ovule has developed.

In *Welwitschia* we have the same thing, here also a conspicuous megasporophyll is absent. But it seems to me most acceptable to regard the winged envelopment in the female flower as consisting of two fused sporophylls. They stand in the median plane and alternate with the transverse scales, which are observed in few cases. Also Strasburger (147) and Eichler (64) were of the opinion that the winged membrane was composed of two carpels, but according to them, they should stand in the transverse plane.

On account herewith the megastrobilus of *Gnetum* and that of *Welwitschia* are compound. The ovules of *Ephedra* and *Gnetum* are provided with two integuments, whereas the gynaecium of *Welwitschia* in the male as well as in the female strobilus consists of a nucellus enveloped by one integument.

Now I have come to the solution of the questions put forth in the first chapter, and the first thing to be done is to determine, what we may understand by the name „integument." As the result of my investigation the envelopment around the nucellus always seems to consist of units. The inner investment of *Lagenostoma* and *Sphaerostoma* of *Taxus*, *Torreya*, *Podocarpus* and *Wel-*

witschia and the entire coat of *Physostoma*, *Trigonocarpus*, *Mitrospermum*, *Bennettites*, of the Cycadean seeds, of *Ginkgo*, and of the seeds of the *Pinaceae* and *Cupressaceae* are homologous organs, always showing traces of units. These organs only (about the integuments of *Ephedra* and *Gnetum* I will speak presently) I should like to entitle with the name integument.

We may not yet fully determine the value of the cupule of *Lagenostoma* and *Sphaerostoma*, but it is most probable that they represent entire sporophylls, at least fused pinnae of it, like the disk of *Bennettites* and the arillus of *Ginkgo*. The cupule of *Taxus* and *Torreya*, as well as the perianth of *Gnetum* and *Welwitschia* consist of two fused sporophylls as is the case in *Ephedra*. Finally the epimatium of *Podocarpus* is an entirely new formation without any connecting link in other fructifications. Perhaps we find a homologous case in the outgrowth of the sporophyll at the base of the ovule in some Cycads. But as long as no better explanation can be given, the name epimatium „Excreszenz des Carpides" (117 p. 16), is the best term we can use.

We have seen that in the ovules of the Taxads the endotesta is loosened from the stony coat in its upper part, and there forms a distinct layer on the nucellus. This may be a transitional stage to the case represented by *Ephedra* and *Gnetum*, where two integuments exsist. The outer integument consists of a sarcotesta and a stony layer, whereas the inner one is very thin and may be compared with the endotesta in other seeds.

It always has been supposed that amongst the Gnetales at once a second integument has appeared which has been persistent in the Angiosperms. But now there has become a closer relation between the ovules with one- and those with two integuments, on account of this connecting link, the ovules of the Taxads. However, we

meet here with a great difficully, if we will explain the origin of this second integument. Three ways are possible, having led to this double structure.

A first explanation, which would be most acceptable, is the formation of one integument by the fusion of an outer and an inner one. Miss Stopes has put forwards this theory, as I already mentioned, when she called the cupule of *Lagenostoma* an outer integument, and the testa of the Cycads a double one. The objections to be made against her theory I have dissussed, but now I will add an other one, namely the fact, that if an organ once has been reduced or has disappeared it afterwards never comes back again under the same circumstances and with the same function. So that if two originally free whorls of integumental-units have fused, they lateron do not return to this condition by any means. Unless some fossil seeds become discovered, in which two distinctly separate integuments can be distinguished, we have to accept that the formation of a second envelopment is a proces of more recent date.

In the second place it may be possible that a second whorl of organs is formed around the nucellus in the ancestors of the Taxads and Gnetales. Both cycli are fused for the greater part amongst the Taxads, whereas they have remained free in *Ephedra* and *Gnetum*. *Welwitschia* with only one integument stands entirely apart, here the formation of a second integument has never taken place or it has again disappeared.

The critic of this opinion is especially that nothing is known of these supposed ancestors, and no indications point in this direction. Besides it should be rather accidental if the organs of both cycli, always originated in the same number as is the case in *Ephedra* and *Gnetum*.

Finely a third interpretation is possible, which, however, is not without objection either. Both integuments could

have originated by a division of a single one. The separation between the endotesta en sclerotesta, the first indications of which are observed amongst the Taxads, is accomplished in *Ephedra* and *Gnetum*, but has not taken place in *Welwitschia*. Though at first sight this seems a very simple explanation, it is still rather risky, as a regular splitting of one homogenous organ into two is a very uncommon feature.

A tangential dédoublement, which happens with the stamina of some of the *Rosaceae*, also is observed sometimes in the petals of Crucifers (Velenovský, 165). Though it is possible that here we have the same phenomenon, the question about the origin of the second integument is not to be solved entirely, and for the present we have to wait till perhaps more data are obtained from the investigations in palaeobotany.

When the sporophylls enclose the ovule entirely and take over the function which has been performed by the sarcotesta and sclerotesta, the differentiation in the integument may be left out. This case we find in the Angiosperms, where both integuments are thin and indifferenntiated, functioning as a endotesta. Owing to this an investigation upon a multiple origin in the ovules of the Angiosperms is encluded, because we have no starting-point here through the absence of layers as a sclerotesta on which ribs and sutures are most distincly to be seen. Also slips at the micropyle are wanting. It seems to me, however, that the integument of the Angiosperms is homologous yet with that of the Gymnosperms, though we have no true demonstration. The probably connecting links as the inner integument of *Ephedra* and *Gnetum* and that of *Welwitschia* which have exhibited an angiospermous type give this opinion a base of surety. On the other hand the ovule of *Myrica Gale* shows a feature resembling that of the pteridospermous seeds, the

nucellus stands free within a single integument and the latter is provided with a vascular system. On account of this Kershaw (79) made a comparison between the ovules of *Myrica Gale* and *Trigonocarpus*. Though this may be too far-fetched, it proves that there are indications, which make the homology of the integuments possible.

For the present it has not yet been determined what the exact value of the integumental-units is. The synangial theory, mentioned in the introduction gives a possibility which is not to be rejected, but not to be wholly accepted either. More convincing proofs must be recorded than only a few resemblances as those between *Lagenostoma* and *Telangium*, observed by Miss Benson (15), and before her by Lang (84) between the micro- and mega-sporanges of *Stangeria*. I shall only mention some cases which may support this theory.

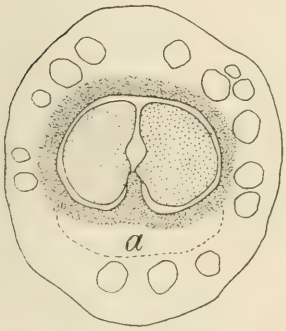


Fig. 12. *Ginkgo biloba;* two nucelli within one integument, sarcotesta with mucilage canals, sclerotesta dotted strongest. *a*. lysigen cavity.

It occurs occasionally that two nucelli are present in one integument, which is observed for *Thuya* (49, p. 210), and which I have found twice in *Ginkgo* (fig. 12). Here it is possible that more sporanges of the original sorus, in casu two, have developed, and the others, remaining sterile have formed the integument. This is not a convincing argument at all, but this may be supplied, when more of these cases are published.

In order to solve in short the questions put in the beginning, my conclusions are as follows:

1. The integuments of the Pteridosperms and Gym-

nosperms are homologous and most probably also with those of the Angiosperms.

2. The integuments are not homolcgous with the indusia of the Ferns and Lycopods, and the first name may not be used for these organs.

3. The integument is originally composed of units.

4. The value of the units is not yet quite certain.

LIST OF LITERATURE.

1. Affourtit, M. F. A and La Rivière, H. C. C., On the ribbing of the seeds of *Ginkgo*. — Ann. Bot. Vol. 29. 1915.

2. Arber, Agnes., On the structure of the Palaeozoic seed *Mitrospermum Compressum* Will. — Ann. Bot. Vol. 24, 1910.

3. Arber, Agnes., A note on *Trigonocarpus*. — Ann. Bot. Vol. 28. 1914.

4. Arber, Agnes., A revision of the seed impressions of the British Coal Measures. — Ann. Bot. Vol. 28. 1914.

5. Arber, E. A. Newell, and Parkin, J., On the origin of Angiosperms. — Journ. Linn. Soc. London Bot. Vol. 38. 1907.

6. Arber, E. A. Newell, and Parkin, J., Studies in the evolution of the Angiosperms: the relationship of the Angiosperms to the *Gnetales*. — Ann. Bot. Vol. 22. 1908.

7. Attema, J. J., De zaadhuid. — Groningen 1901.

8. Bartlett, A. W., Note on the occurrence of an abnormal bisporangiate strobilus of *Larix europaea*. — Ann. Bot. Vol. 27. 1913.

9. Bayer, A., Zur Deutung der weiblichen Blüten der Cupressineen nebst Bemerkungen über *Cryptomeria*. — Beiheft Bot. Centralbl. Bd. 24, 1. 1908.

10. Baillon, M. H., Recherches organogénique sur la fleur des Conifères. — Ann. Sc. Nat. Bot. IV Série 14, 1860.

11. Baillon, M. H.. Nouvelles recherches sur la fleur femelle des conifères. — Adansonia, Vol. 5 et 6. 1864—5.

12. Beccari O., Della organogenia dei fiori feminei del *Gnetum Gnemon* L. — Nuovo Giorn. Bot. Ital. Vol. 7. 1877.

13. Benson, Margaret., On a new lycopodiaceous seedlike organ. — New. Phyt. Vol. 1. 1902.

14. Benson, Margaret., The fructification of *Lyginodendron Oldhamium*. — Ann. Bot. Vol, 16. 1902.

15. Benson, Margaret., *Telangium Scotti*, a new species of *Telangium* (*Calymmatotheca*) showing structure. — Ann. Bot. Vol. 18. 1914.

16. Benson, Margaret., *Sphaerostoma ovale* (*Conostoma ovale* et *intermedium* Will) a lower carboniferous ovule from Petticur, Fifeshire, Scotland. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 50. 1914.

17. Benson, M., and Welsford, E. J., The morphology of the ovule and female flower of *Juglans regia* and a few allied genera. — Ann. Bot. Vol. 23. 1909.

18. Bernard, C., A propos d' *Azolla*. — Rec. Trav. Bot. Neerl. Vol. 1. 1904.

19. Berridge, E. M., On some points of resemblance between Gnetalean and Bennettitean seeds. — New Phyt. Vol. 10. 1911.

20. Berridge, E. M., The structure of the female strobilus in *Gnetum Gnemon*. — Ann. Bot. Vol. 26. 1912.

21. Bertrand, M. C. E., Étude sur les téguments séminaux des végétaux phanérogames gymnospermes. — Ann. Sc. Nat. Bot. VI Série 7. 1878.

22. Bessey, Charles. E., The morphology of the pine cone. Bot. Gaz. Vol. 33. 1902.

23. Bower, F. O. The origin of a land flora. — London 1908.

24. Braun, A., Die Frage nach der Gymnospermie der *Cycadeae*. — Monatsber. kön. Akad. Wiss. Berlin 1875.

25. Brogniart, M. Ad., Note sur un cas de monstruosité des fleurs du *Primula sinensis*. — Ann. Sc. Nat. Bot. II Série 1. 1834.

26. Brogniart, M. Ad., Sur la constitution du cône des conifères. — Bull. Soc. Bot. France. 1871.

27. Brooks, F. T. and Stiles, W., The structure of *Podocarpus spinulosa*. — Ann. Bot. Vol. 24. 1910.

28. Brown, Robert., Miscellaneous botanical works I. 1866.

29. Burck, W., Het indusium der varens. Haarlem 1874.

30. Burlingame, L. Lanelot., The morphology of *Araucaria Brasiliensis*, — Bot. Gaz. Vol. 57, 59. 1914, 1915.

31. Caruthers, Ida. E , Development of ovule and female gametophyte of *Ginkgo biloba*. — Bot. Gaz. Vol. 43. 1907.

32. Caspary, Rob. De floris Abietinearum structura morphologica — Ann. Sc. Bot. Nat. IV Série 14. 1860.

33. Čelakovský, Lad. Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen *(Anagallis, Dictamnus)* — Flora Bd. 57. 1874.

34. Čelakovksy, Lad. Vergrüningsgeschichte der Eichen von *Alliaria officinalis.* — Bot. Zeit. Bd. 33. 1875.

35. Celakovský, Lad. Zur Discussion über das Eichen. — Bot. Zeit. Bd. 33. 1875.

36. Čelakovský, Lad. Vergleichende Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen. — Abh. kön. böhm. Ges. Wiss. Prag. 1876.

37. Čelakovský, Lad. Die Vergrünungsgeschichte der Eichen von *Trifolium repens* L. — Flora Bd. 60. 1877.

37a. Čelakovský Lad. Zur Gymnospermie der Coniferen, — Flora Bd. 62. 1879.

38. Čelakovský, Lad. Vergrüningsgeschichte der Eichen von *Aquilegia* als neuer Beleg zum Foliartheorie. — Bot. Centralbl. Bd. 10. 1882.

39. Čelakovský, Lad. Zur Kritik der Ansichten von die Fruchtschuppe der Abietineen. — Abh. kön. böhm. Ges. Wiss. Prag. 1882.

40. Čelakovský, Lad. Untersuchungen über die Homologien der generativen Producte der Fruchtblätter bei den Phanerogamen und Gefässkryptogamen. — Pringsheim's Jahrb, Bd. 14. 1884.

41. Čelakovský, Lad. Neue Beiträge zur Foliartheorie des Ovulums. — Abh. kön. böhm. Ges, Wiss, Prag. 1884.

42. Celakovský, Lad. Nachtrag zu meiner Schrift über die Gymnospermen. — Engler's Jahrb Bd. 24. 1897.

43. Čelakovský, Lad. Epilog zu meiner Schift über die Placenten der Angiospermen. — Sitzungsber. kön böhm. Ges. Wiss. Prag 1899.

44. Čelakovsky Lad. Neue Beiträge zum Verständniss der Fruchtschuppe der Coniferen. — Pringsheim's Jahrb. Bd. 35. 1900.

45. Celakovský, Lad. Die Vermehrung der Sporangien von *Ginkgo biloba.* — Oesterr. Bot. Zeitschr. Bd. 50. 1900.

46. Chamberlain, C. J., The ovule and female gametophyte of *Dioon*. — Bot. Gaz. Vol. 42, 1906.

47. Chamberlain, C. J., *Stangeria paradoxa*. — Bot. Gaz. Vol. 61, 1916.

48. Church, A. H. On the floral mechanism of *Welwitschia mirabilis*. — Phil. Trans. Roy Soc. London B. Vol. 205, 1914.

49. Coker W. C., On the spores of certain coniferae. — Bot. Gaz. Vol. 38, 1904.

50. Cook, M. T., Polyembryony in *Ginkgo*. — Bot. Gaz. Vol. 36, 1903.

50[a]. Coulter, J. M., The origin of the gymnosperms and the seed habit. — Bot. Gaz. Vol. 26, 1898.

51. Coulter, J. M. and Chamberlain, C. J., Morphology of Gymnosperms. Chicago. 1907.

52. Coulter, J. M, and Land, W. J. G., Gametophytes and embryo of *Torreya taxifolia*. — Bot. Gaz. Vol. 39, 1905.

53. Cramer, M. C. Morphologische Bedeutung des Pflanzeneies. — Zurich. 1864.

54. Delpino, F. Valore morphologico della squama ovulifera delle Abietinee e di altre Conifere. — Malpighia 1889.

55. Doyle, Joseph. Note on the structure of the ovule of *Larix leptolepis*. — Ann. Bot. Vol. 20, 1906.

56. Dupler, A. W, Ovuliferous structures of *Taxus canadensis*. — Bot. Gaz. Vol. 69, 1920.

57. Eichler, A. W., Excursus morphologicus de formatione florum Gymnospermarum. — Martius' Flora Brasiliensis, 1863.

58. Eichler, A. W., Sind die Coniferen gymnosperm oder nicht. — Flora. Bd. 56, 1873.

59. Eichler, A. W., Blüthendiagrammen — Leipzig 1875.

60. Eichler, A. W., Ueber die weiblichen Blüthen der Coniferen. — Monatsber. kön. Akad Wiss. Berlin 1881.

61. Eichler, A. W, Ueber die Bildungsabweichungen bei Fichtenzapfen. — Sitzungsber. kön. Akad. Wiss. Berlin 1882.

62. Eichler, A, W., Entgegnung auf Herrn L. Čelakovsky's Kritik meiner Ansicht über die Fruchtschuppe der Abietineen. — Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde. Berlin 1882.

63. Eichler, A. W., *Cycadaceae*. in Engler und Prantl's Natürlichen Pflanzenfamilien. 2[1]. Leipzig 1889.

64. Eichler, A. W., *Gymnospermae*, in Engler und Prantl's Natürlichen Pflanzenfamilien. 2[1], Leipzig 1889,

65. Engelmann, G. Morphology of the carpellary scales of Coniferae. — Amer Journ. Sci. III Vol. 12, 1876.

66. Fujii, K., On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of *Ginkgo biloba*. — Bot. Mag. Tokyo. Vol. 10, 1896.

67. Gibbs, L. S., On the development of the female strobilus in *Podocarpus*. — Ann. Bot. Vol. 26, 1912.

68. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. — Jena 1898.

69. Guillard, M. Ach., Des évolutions de l'ovule. — Bull. Soc. Bot. France 1859.

70. Heer, O., Zur Geschichte der *Gingko*-artigen Bäume. — Engler's Bot. Jahrb. Bd. 1, 1881.

71. Herzfeld, S., Die Entwickelungsgeschichte der weiblichen Blüte von *Cryptomeria Japonica*. Ein Beitrag zur Deutung der Fruchtschuppe der Coniferen. — Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien. Bd. 119, 1910.

71a. Herzfeld, S. Die weibliche Koniferenblüte. — Oesterr. Bot. Zeitschr. Bd. 64, 1914.

72. Hooker, J. D., On *Welwitschia* a new genus of *Gnetaceae*. — Trans. Linn. Soc. London. Vol. 24, 1863.

73. Hooker, J. D. and Binney, E. W., On the structure of certain limestone nodules enclosed in seams of bituminous coal, with a description of some *Trigonocarpus* contained in them. — Phil. Trans Roy. Soc. London B. Vol. 149, 1855.

74. Jeffrey, Edw. C. and Torrey, R. E., *Gingko* and the microsporangial mechanismus of the seed Plants. — Bot. Gaz. Vol. 62, 1916.

75. Johnson, D. S., On the development of the leaf and sporocarp in *Marsilia quadrifolia*. — Ann. Bot. Vol. 12, 1898.

76. Karsten, G., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Gattung *Gnemon*. — Bot. Zeit. Bd. 50, 1892.

77. Karsten, G., Untersuchungen über die Gattung *Gnemon*. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg Vol. 11, 1893.

78. Karsten, G, Zur Entwickelungsgeschichte der Gattung *Gnemon*. — Cohn's Beitr. Biol. Pflanz. Bd. 6, 1893.

79. Kershaw, E. M., The structure and development of the ovule of *Myrica Gale*. — Ann. Bot. Vol. 23, 1909.

80. Kershaw, E. M., Structure and development of the ovule of *Bowenia spectabilis* — Ann. Bot. Vol. 26, 1912.

81. Kirkwood, J. E., Bisporangiate cones of *Larix*. — Bot. Gaz. Vol. 61, 1916.

82 Kubart, Br., Die weibliche Blüte von *Juniperus communis*. — Sitzungsber. Kais. Akad. Wien. Bd. 114, 1905.

83. Land, W. J. G., Spermatogenesis and Oogenesis in *Ephedra trifurca*. — Bot. Gaz. Vol. 38, 1904.

84. Lang, W. H., Studies in the development and morphology of Cycadean sporangia. II. The ovule of *Stangeria paradoxa*. — Ann. Bot. Vol. 14, 1900.

85. Lignier, O., Végétaux fossiles de Normandie. Structure et affinités du *Bennettites Morierei*. — Mém. Soc. Linn. Normandie. tome 18, 1894.

86. Lignier, O., La fleur des Gnétacées est-elle intermédiaire entre celle des Gymnospermes et celle des Angiospermes. — Bull. Soc. Linn. Normandie V Série 7, 1903.

87. Lignier, O, et Tison, A., Les Gnetales sont des Angiospermes apétales. — Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 153, 1911.

88. Lignier, O. et Tison, A., La fleur femelle de *l'Ephedra* est trimère. — Bull. Soc. Bot. France. IV Série 11, 1911.

89. Lignier, O. et Tison, A., Les Gnétales, leurs fleurs et leur position systématique. — Ann. Sc. Nat. Bot. IX. Série 16, 1912.

90. Lignier, O. et Tison, A., L'ovule tritégumenté de *Gnetum* est problement un axe d'inflorescence. — Bull. Soc. Bot. France IV, Série 13, 1913.

91. Lignier, O. et Tison, A., On nouveau Sporange séminiforme *Mittagia seminiformis* gen. et sp. nov. — Mém. Soc. Linn. Normandie. tome 24, 1913.

92. Lotsy, J. P., Contributions to the life history of the genus *Gnetum*. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg II Vol. 1, 1899.

93. Lyon, Flor. M., A study of the sporangia and gametophytes of *Selaginella apus* and *Sel. rupestris*, Bot. Gaz. Vol 32, 1901.

94. Meulen. R. G. van der, *Welwitschia mirabilis* Hook

Morphologie van het zaad en der vegetatieve organen. — diss. Groningen 1917.

95. Mez, Carl und Kirstein, Karl, Sero-diagnostische Untersuchungen über die Gruppe der Gymnospermae. — Cohn's Beitr. Biol. Pflanz. Bd. 14, 1920.

96. M'. Nab, W. R., On the development of the flowers of *Welwitschia* — Trans. Linn. Soc. London. Vol. 36, 1875.

97. Nichols, C. E., A morphological study of *Juniperus communis* var. *depressa*. — Beih. Bot. Centralbl. Bd. 25, 1, 1910.

98. Nóren, C. O., Zur Kenntniss der Entwickelung von *Saxegothaea conspicua* Lindl. — Svensk. Bot. Tidskrift. Bd. 2, 1908.

99. Oliver, F. W., The seed-like fructification of *Lepidocarpon*, — New Phyt. Vol. 1, 1902.

100. Oliver, F. W., On some points of apparent resemblance in certain Fossil and Recent Gymnosperm seeds. — New Phyt. Vol. 1, 1902.

101. Oliver, F. W., The ovules of the older Gymnosperms. — Ann. Bot. Vol. 17, 1903.

102. Oliver, F. W., Notes on *Trigonocarpus* Brogn. and *Polylophospermum* Brogn., two genera of Palaeozoic seeds. — New Phyt, Vol. 3, 1904.

103. Oliver, F. W., Note on the Palaeozoic seeds *Trigonocarpus* and *Polylophospermum*. — Ann. Bot. Vol. 21, 1907.

104. Oliver, F. W., On *Physostoma elegans* Will. an archaic type of seed from the Palaeozoic rocks. — Ann. Bot. Vol. 23, 1909.

105. Oliver, F. W. and Salisbury, E. J., On the structure and affinities of the *Conostoma* group of Palaeozoic seeds. — Ann. Bot. Vol. 25, 1911.

106. Oliver, F. W. and Scott, D. H., On *Lagenostoma Lomaxi*, the seed of *Lyginodendron*. — Proc. Roy. Soc. London, Vol. 61, 1903.

107. Oliver, F. W. and Scott, D. H., On the structure of the Palaeozoic seed *Lagenostoma Lomaxi*, with a statement of the evidence upon which it is referred to *Lyginodendron*. — Phil. Trans. Roy. Soc. London B. Vol. 196, 1904.

108. Parlatore, F. Note sur une monstruosité des cônes de l'*Abies Brunoniana*. — Ann. Sc. Nat. Bot. IV, Série 16, 1862.

109. Parlatore, F. Studi organografici sui fiori et sui frutti delle Conifere. — Opuscula botanica, 1864.

110. Pax, F., Metamorphogenese des Ovulums von *Aquilegia*. — Flora Bd. 65, 1882.

111. Payer., Organogénie de la fleur. — Paris 1859.

112. Pearson, H. H. W. Some observations on *Welwitschia mirabilis* Hooker. Phil. Trans. Roy. Soc. London B. Vol. 198, 1906.

113. Pearson, H. H. W. Further observations on *Welwitschia*. Phil. Trans. Roy. Soc. London B. Vol. 200, 1909.

114. Pearson, H. H. W., A note on the inflorescence of *Gnetum*. — Ann. Bolus Herb. Vol. 1, 1915.

115. Pearson, H. H. W., On the morphology of the female flower of *Gnetum*. — Trans. Roy. Soc. S. Africa. 1917.

116. Peyritsch, J., Zur Teratologie der Ovula. — Wien, 1876.

117. Pilger, R., *Taxaceae* in Engler's Das Pflanzenreich, 1903.

118. Prankerd, F. L., On the structure of the Palaeozoic seed *Lagenostoma ovoides* Will. — Journ. Linn. Soc. Vol. 40, 1912.

119. Prantl, K., Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogame. Heft 2. Die *Schizaeaceae*. — Leipzig, 1881.

120. Radais, M., L'anatomie comparée du fruit des conifères. — Ann. Sc. Nat. Bot. VII Série 19, 1894.

121. Renner, O., Ueber die weibliche Blüte von *Juniperus communis*. — Flora Bd. 101, 1907.

122. Robertson, Agnes, Some points in the morphology of *Phyllocladus alpina*. — Ann. Bot. Vol. 20, 1906.

123. Robertson, Agnes, *The Taxoideae*, a phylogenetic study. — New Phyt. Vol. 6, 1907.

124 Sachs, J., Lehrbuch der Botanik. Leipzig, 1874.

124*a*. Sahni, B., On certain archaic features in the seed of *Taxus baccata*, with remarks on the antiquity of the Taxineae. — Ann. Bot. Vol. 34, 1920.

125. Sadebeck, R., *Salviniaceae* und *Marsiliaceae*, in Engler und Prantl's Natürlichen Pflanzenfamilien 1[IV]. — Leipzig, 1902.

126. Salisbury, E. J., On the structure and relationship of *Trigonocarpus Shorensis*. — Ann. Bot. Vol. 28, 1914.

127. Salisbury, E. J., On the relation between *Trigonocarpus* and *Ginkgo*. — Ann. Bot. Vol. 30, 1916.

128. Schleiden, M. J., Sur la formation de l'ovule et l'origine de l'embryon dans les Phanerogames. — Ann. Sc. Nat. Bot. II Série 11, 1839.

129. Schleiden, M. J., Sur la signification morphologique du placentaire. — Ann. Sc. Nat. Bot. II Série 12, 1839.

130. Schmitz, Die Blüthenentwickelung der Piperaceen. — Hanstein's Bot. Abhandl. Vol. 2, 1875.

131. Schumann, K., Ueber die weiblichen Blüten der Coniferen. — Abhandl. bot. Vereins Prov. Brandenburg, 1903.

132. Scott, D. H., Note on the occurrences of a seedlike fructification in certain palaeozoic lycopods. — Proc. Roy. Soc. London Vol. 67, 1900.

133. Scott, D. H., Studies in Fossil Botany. — London 1909.

134. Scott, D. H. and Maslen, A. J., The structure of the Palaeozoic seeds *Trigonocarpus Parkinsoni* Brongn. and *Trig. Oliveri* sp. nov. — Ann. Bot. Vol. 21, 1907.

135. Seward, A. S., Fossil Plants. — Cambridge, 1919.

136. Seward, A. S. and Gowan, Miss J., The Maidenhair Tree *Ginkgo biloba*. — Ann. Bot. Vol. 14, 1900.

137. Sinnott, E. W., The morphology of the reproductive structures in the *Podocarpineae*. — Ann. Bot. Vol. 27, 1913.

138. Smith, F. G., Development of the ovulate strobilus and young ovule of *Zamia floridana*. — Bot. Gaz Vol. 50, 1910.

139. Smith, R. Wilson, The structure and development of the sporophylls and sporangia of *Isoetes*. — Bot. Gaz. Vol. 29, 1900.

140. Sperk, Gustav, Die Lehre von der Gymnospermie im Pflanzenreiche. — Mém. Acad. St. Pétersbourg, VII Série, Tome XIII, 6, 1869.

141. Spiess, Karl von, *Ginkgo, Cephalotaxus* und die Taxaceae. Eine phylogenetische Studie. — Oesterr. Bot. Zeitschr. Bd. 52, 53, 1902, 1903.

142. Sprecher, A., Le *Ginkgo biloba* L. — Genève, 1907.

143. Stenzel, K. G., Beobachtungen an durchwachsenen Fichtenzapfen. — Nov. Act. Nat. Cur. Vol. 38, 1876.

144. Stiles, Walter, The Podocarpeae. — Ann. Bot. Vol. 26, 1912.

145. Stopes, Marie, C., Beiträge zur Kenntniss der Fortpflanzungsorgane de Cycadeen. — Flora Bd. 98, 1904.

146. Stopes, Marie, C., On the double nature of the Cycadean integument. — Ann. Bot. Vol. 19, 1905.

147. Strasburger, Ed., Die Coniferen und die Gnetaceen, — Leipzig, 1872.

148. Strasburger, Ed., Ueber die Gymnospermenblüte. — Flora Bd. 56, 1873.

149. Strasburger, Ed., Ueber *Azolla*. — Jena, 1873.

150. Strasburger, Ed., Die Angiospermen und Gymnospermen. — Jena, 1879.

151. Sykes, M. G., Note on an abnormity found in *Psilotum triquetrum*. — Ann. Bot. Vol. 22, 1908.

152. Sykes, M. G., On the anatomy and morphology of the leaves and inflorescences of *Welwitschia mirabilis*. — Phil. Trans. Roy. Soc. London B. Vol. 201, 1910.

153. Thoday, Mary, G. (Sykes), The female inflorescence and ovules of *Gnetum africanum*. —Ann. Bot. Vol. 25, 1911.

154. Thoday, Mary, G. (Sykes), Note on the inflorescence axis in *Gnetum*. — Ann. Bot. Vol. 26, 1912.

155. Thoday, M. G. and Berridge, E. M. The anatomy and morphology of the inflorescences and flowers of *Ephedra*. — Ann. Bot. Vol. 26, 1912.

156. Thomson, R. B., The megasporophyl of *Saxegothaea* and *Microcachrys*. — Bot. Gaz. Vol. 47, 1909.

157. Tieghem, M. Ph. van, Recherches sur la structure du pistil. — Ann. Sc. Nat. Bot. V Série 9, 1868.

158. Tieghem, M. Ph. van, Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. — Paris, 1871.

159. Tison, A., Sur la *Saxegothaea conspicua* Lindl. — Mém. Soc. Linn. Normandie. Vol. 23, 1909.

160. Tubeuf, C. von, Ueber Morphologie, Anatomie und Entwickelung des Samenflügels bei den Abietineen. — München, 1892.

161. Tupper, W. W., Notes on *Ginkgo biloba*. Bot. Gaz. Vol. 51, 1911.

162. Velenovský, J., Ueber die vergrünten Eichen von *Alliaria officinalis*. — Flora Bd. 64, 1881.

163. Velenovský, J., Zur Deutung der Fruchtschuppe der Abietineen. — Flora Bd. 71, 1888.

164. Velenovský, J., Einige Bemerkungen zur Morphologie der Gymnospermen. — Beih. Bot. Zentralbl. Bd. 14, 1903.

165. Velenovský, J., Vergleichende Morphologie der Pflanzen II. — Prag, 1910.

166. Warming, Eug., Bemerkungen über das Eichen. — Bot. Zeit. Bd. 33, 1875.

167. Warming, Eug., De l'ovule. — Ann. Sc. Nat. Bot. VI Série 5, 1878.

167*a*. Warming, Eug., Observations sur la valeur systématique de l'ovule. — København, 1913.

168. Wettstein, R. von, Die weibliche Blüte von *Ginkgo*. Oesterr. Bot. Zeitschr. Bd. 49, 1899.

169. Wettstein, R, von, Handbuch der Systematischen Botanik. Leipzig-Wien, 1911.

170. Wieland, G. R., A study of some American fossil cycads. III. The female fructification of *Cycadeoidea*. Amer. Jour. Sci. IV, Vol. 7, 1899.

171. Wieland, G. R., American fossil Cycads I and II. Washington, 1906 and 1916.

172. Willkomm, M., Zur Morphologie der Samentragende Schuppe des Abietineen-Zapfens. Nov. Act Ac. Leop., 1879.

173. Wisselingh, C. van, Bijdragen tot de kennis van de zaadhuid, Pharm. Weekblad, 1918.

174. Worsdell, W. C., Observations on the vascular system of the female flowers of Conifers. — Ann. Bot. Vol. 13, 1899.

175. Worsdell, W. C., The structure of the female „Flower" in Coniferae. — Ann. Bot. Vol. 14, 1900.

176. Worsdell, W. C., The vascular structure of the ovule of *Cephalostaxus*. — Ann. Bot. Vol. 14, 1900.

177. Worsdell, W. C., The morphology of the flowers of *Cephalotaxus*. Ann. Bot, Vol. 15, 1901.

178. Worsdell, W. C., The vascular structure of the flowers of the Gnetaceae. — Ann. Bot. Vol. 15, 1901.

179. Worsdell, W. C., The morphology of the sporangial integuments. — Ann. Bot. Vol. 16, 1902.

180. Worsdell, W. C., The structure and morphology of the ovule. — Ann. Bot. Vol. 18, 1904.

181. Worsdell, W. C., The structure und origin of the Cycadaceae. — Ann. Bot. Vol. 20, 1906.

182. Worsdell, W. C., Principles of Plant Teratology. — London, 1916.

183. Young, Mary S., The morphology of the Podocarpinae. Bot. Gaz. Vol. 50, 1910.

TABLE OF CONTENTS.

CHAPTER I.

Pag.

Introduction 219

CHAPTER II.

Isoetales.

§ 1. *Isoetes* 229

Lycopodiales.

§ 2. *Selaginella* 229

§ 3. *Lepidocarpon* 230

§ 4. *Miadesmia Membranacea* 231

Cycadofilicales (Pteridospermae).

§ 5. *Lagenostoma Lomaxi* 231

§ 6. *Sphaerostoma ovale* 234

§ 7. *Physostoma elegans* 235

§ 8. *Trigonocarpus Parkinsoni* 237

§ 9. *Trigonocarpus Shorensis* 240

§ 10. *Mitrospermum compressum* 240

Bennettitales.

§ 11. *Bennettites* 241

Cycadales.

§ 12. *Cycas revoluta* 243

§ 13. *Dioon edule* 245

§ 14. *Bowenia spectabilis* 246

§ 15. *Stangeria paradoxa* 247

§ 16. *Encephalartos Altensteinii* 249

Pag.
§ 17. *Macrozamia corallipes* 250
§ 18. *Ceratozamia mexicana* 250
Ginkgoales.
§ 19. *Ginkgo biloba* 251
Coniferales.
§ 20. *Cupressus* 263
§ 21. *Juniperus* 264
§ 22. *Callitris* 265
§ 23. *Thuya occidentalis* 266
§ 24. *Pinus* 267
§ 25. *Podocarpus* 271
§ 26. *Cephalotaxus drupacea* 273
§ 27. *Torreya nucifera* 277
§ 28. *Taxus* 280
Gnetales.
§ 29. *Ephedra americana* 284
§ 30. *Gnetum* 287
§ 31. *Welwitschia mirabilis* 290

CHAPTER III.

Discussion 298
List of Literature 311

INDEX ALPHABÉTIQUE

par

ANNIE M. HARTSEMA.

A.

Abies 268.
Abies Brunoniana 317.
Aethalium 135.
Aethalium septicum 135.
Affourtit, M. F. A. & La Rivière, H. C. C. 251, 261, 303, 311.
Alliaria 223.
Alliaria officinalis 313, 321.
Alicularia 209.
Alicularia geoscypha 205.
Alicularia scalaris 209.
Alisma 42, 60.
Alisma Plantago 35, 36, 42, 46, 60—62, 66, 67.
Allium Schoenoprasum 42, 44.
Amarantus 44, 73—76, 101.
Amarantus atropurpureus 42, 74, 76.
Amarantus caudatus 69, 71, 73, 74, 95, 103, 104, 106, 115, 118, 126, 127.
Amarantus retroflexus 74.
Anagallis 223, 313.
Aneura 208, 209.
Aquilegia 313, 318.
Araucaria Brasiliensis 312.
Arber, Agnes 237, 240, 311.
Arber, E. A. Newell & Parkin, J. 311.
Arisz, W. H. 132, 199.
Attema, J. J. 311.
Aurivillius 2.
Azolla 227, 312, 320.

B.

Baar, H. 44, 73—76.
Bacillus butyricus 154.
Bacillus prodigiosus 35.
Baillon, M. H. 267, 268, 311.
Balfour 223.
Bartlett, A. W. 311.
Bayer, A. 263, 265, 311.
Beccari, O. 287, 289, 311.
Bennettites 241, 306, 323.
Bennettites Morierei 316.

Benson, Margeret. 225, 226, 231, 234, 309, 311, 312.
Benson, M. & Welsford, E. J. 312.
Bernard, C. 312.
Berridge, E. M. 287, 289, 312.
Bertrand, M. C. E. 272, 312.
Bessey, Charles E. 267, 268, 312.
Bos, E. C. van den 69.
Bowenia spectabilis 246, 316, 323.
Bower, F. O. 312.
Braun, A. 222, 229, 268, 271, 312.
Breemen, van 3, 6.
Bremekamp, C. E. B. 133, 199.
Brogniart, M. Ad. 222, 267, 312.
Brongniart 31.
Brooks, F. T. & Stiles, W. 270, 272, 312.
Brown, Robert 222, 268, 312.
Brun 20.
Buch, H. 206, 209, 211, 212.
Buder, J. 142, 149.
Burck, W. 312.
Burlingame, L. Lanelot 312.

C.

Callitris 265—267, 304, 324.
Callitris calcarata 265.
Callitris quadrivalvis 265
Calymmatotheca 312.
Canna 26, 28—32.
Canna hybr., dite Crozy 32.
Cardiocarpon compressum 240.
Caruthers, Ida E. 251, 258, 262, 312.
Caspary, Rob. 222, 267, 268, 313.
Celakovský, Lad. 221—224, 251, 254, 255, 267, 268, 276, 313, 314.
Cephalotaxus 272, 277, 279, 283, 304, 319, 321.
Cephalotaxus drupacea 273, 274, 324.
Cephalotaxus follicularis 273
Cephalotaxus Fortunei 273.
Cephalotaxus pedunculata 273.
Cephalozia connivens 205.
Cephalozia Francisci 205.
Ceratozamia 302
Ceratozamia mexicana 250, 324.
Chamberlain, C. J. 245, 247, 314.
Chlamydomonas 129, 137, 142, 145—147, 149—154, 156, 158, 159, 162, 169, 174, 175, 177—180, 183—188, 190—192, 194, 196, 198, 201—204.
Chlamydomonas pulvisculus 145, 146, 193.
Chlamydomonas variabilis 143, 146, 149, 165, 193.
Chlamydomonas variabilis Dangeard 129, 136, 142, 143, 146, 150, 156, 170, 193, 202, 203.
Chloris 70.
Chloris ciliata 72, 115.

Church, A. H. 290, 291, 295, 314.
Cleve 2.
Cleve—Euler, Frau Dr. A. 9.
Cleve & Grunow 2, 13, 15, 18, 20.
Coker, W. C. 314.
Conostoma 317.
Conostoma intermedium 234, 312.
Conostoma ovale 234, 312.
Cook, W. T. 251, 314.
Coscinodiscus 2, 5, 10, 12.
Coscinodiscus balticus 2.
Coscinodiscus biconicus 3.
Coscinodiscus curvatulus 3.
Coscinodiscus excentricus 5.
Coscinodiscus glacialis 11.
Coscinodiscus lacustris 3, 13, 15.
Coscinodiscus Normanni 11.
Coscinodiscus odontophorus 11.
Coscinodiscus polyacanthus 2, 3, 6—9.
Coscinodiscus polyacanthus var balticus 2, 6.
Coscinodiscus radiatus 3.
Coscinodiscus Rothii 10, 11, 12, 13.
Coscinodiscus striatus 15.
Coscinodiscus subtilis 3, 10—14.
Coscinodiscus subtilis var. fluviatilis 11, 13.
Coscinodiscus symmetricus 10, 11.
Costerus, J. C 26.
Coulter, J. M. 314.
Coulter, J. M. & Chamberlain, C. J. 269, 272, 282, 285, 314.
Coulter, J. M. & Land, W. J. G. 277, 314.
Cramer, A. C. 222, 314.
Crocker, W. 35, 36, 60, 62, 66, 67.
Crocker, W. & Davis, W. E. 42, 67.
Cryptomeria 311.
Cryptomeria Japonica 315.
Cucurbita Pepo 37.
Cupressus 263, 303, 324.
Cupressus australis 263.
Cupressus Benthamii 263.
Cupressus funebris 263.
Cupressus Goveniana 263.
Cupressus Knightiana 263.
Cupressus lusitanica 264.
Cupressus sempervirens 263.
Cupressus torulosa 263.
Cycas 243—247, 301—303.
Cycas revoluta 243, 323.
Cyclotella 1, 15, 16, 18, 23.
Cyclotella comta 19.
Cyclotella comta var. radiosa 20, 24.
Cyclotella Kützingiana 18.
Cyclotella laevissima 16—18.
Cyclotella Meneghiniana 17.
Cyclotella operculata 18, 20.
Cyclotella striata 15—18.
Cyclotella striata var bipunctata 18.
Cyclotella striata var. mesoleia 18.
Cyclotella striata var. subsalina 18
Cyclotella stylorum 15.

D.

Dacrydium 272.
Dacrydium Bidwillii 273.
Dangeard, P. A. 143, 199.
Delpino, F. 267, 269, 314.
De Toni 12, 14, 15, 21.
Dicksonia antarctica 158.
Dictamnus 223, 313.
Digitalis purpurea 39, 40.
Dioon 245, 246, 314.
Dioon edule 245, 323.
Diplotesta 240.
Doyle, Joseph 314.
Dupler, A. W 280—282, 314.

E.

Eichhornia 36.
Eichler, A. W. 29—31, 244, 251, 252, 258, 267—270, 305, 314, 315.
Encephalartos 250, 302.
Encephalartos Altensteinii 249, 323.
Engelmann, F. W. 152, 199.
Engelmann, G. 268, 315.
Engler 251.
Ephedra 284, 287, 303, 305—308, 316, 320.
Ephedra altissima 285.
Ephedra americana 284, 285, 324.
Ephedra trifurca 316.
Epilobium 70.
Epilobium hirsutum 38—40, 46, 64—66.
Euglena 201.

F.

Fischer, A. 34—36, 67, 69.
Freundlich, H. 159, 189, 199.
Fricke, F. 14, 24.
Fujii, K, 251, 252, 254, 315.

G.

Garjeanne, A. J. M. 205, 209.
Gassner, G. 67, 70, 71, 73, 95, 115.
Geum 70.
Geum urbanum 72.
Gibbs, L. S. 271—273, 315.
Ginkgo 251, 253, 255, 257, 259, 262, 269, 277, 282, 292, 303, 306, 309, 311, 314, 315, 319, 321.
Ginkgo biloba 251, 256, 257, 259—261, 269, 309, 312, 313, 315, 319, 320, 324.
Gloxinia 70, 72.
Gnemon 315.
Gnetopsis 301.
Gnetum 287, 289, 304—308, 316, 318, 320, 324.
Gnetum africanum 320.
Gnetum funiculare 287.

Gnetum Gnemon 287—289, 311, 312.
Gnetum moluccense 287.
Gnetum scandens 287, 288.
Goebel, K. 208, 223, 315.
Goor, A. C. J. van 1.
Grunow 2—4, 6, 10, 11, 13, 14, 16, 21, 23.
Guillard, M. Ach. 315.
Gymnocolea inflata 205.

H.

Haan, H. R. M. de 219.
Haplozia 209, 213.
Haplozia caespiticia 205, 207, 208, 213, 215, 216.
Haplozia crenulata 208.
Hardy, W. B 178, 179, 197, 199.
Heer, O. 251, 315.
Heinricher 52.
Hentschel, Prof. 12.
Herzfeld, S. 267, 315.
Hesperis 223, 224.
Heterangium Grievii 234.
Heurck, van 11—16, 18—21, 23, 24.
Hilaire, St. 222
Hofmeister 140, 185.
Hooker, J. D 290, 293, 297, 315.
Hooker, J. D. & Binney, E. W. 237, 315.
Hypericum 70.
Hypericum perforatum 72.

I.

Isoëtes 139, 201, 229, 319, 323.

J.

Jacobsen, H. C. 142, 143, 199.
Jansen, P. 146, 200.
Jeffrey, Edw. C. & Torrey, R. E. 251, 315.
Jennings, H. S. 145, 150, 199.
Johnson, D. S. 315.
Jost 79.
Juglans regia 312.
Juniperus 263, 264, 324.
Juniperus communis 264, 316, 318.
Juniperus communis var. depressa 317.
Juniperus Oxycedrus 264.
Juniperus phoenica 264, 265.
Juniperus sabina 264.

K.

Karsten, G. 287, 315.
Kershaw, E. M. 246, 247, 309, 316.
Kinzel 75.
Kirkwood, J. E. 316.
Klein 106.

Kniep, H. 133, 134, 140, 141, 200.
König, J. 106.
Koning, M. de 12.
Krauch 106.
Kruyt, H. R. 200.
Kubart, Br. 264, 268, 316.
Kuhn, E. 41—43, 46, 48, 51, 54, 55, 67.
Kusano, S. 134—136, 138, 200.

L.

Lagenostoma 225, 234—236, 240, 248, 297, 299—307, 309.
Lagenostoma Lomaxi 225, 231, 236, 317, 323.
Lagenostoma ovoides 318.
Lagenostoma physoides 226.
Land, W. J. G. 284, 316.
Lang, W. H. 247, 309, 316.
Larix 316
Larix europaea 269, 311.
Larix leptolepis 314.
Lauterborn 15.
Lehmann, E. 38, 67, 69, 71.
Lehmann, E. & Ottenwälder, A. 38, 39, 67, 70.
Lemmermann 11.
Lepidocarpon 226, 230, 317, 323.
Lestiboudois & Dickie 28.
Lignier, O. 241, 286, 296, 297, 316.
Lignier, O. & Tison, A. 284, 287, 290, 292—295, 316.
Lillie, R. S. 130, 200.
Lotsy, J. P. 287, 289, 316.
Lyginodendron 317.
Lyginodendron Oldhamium 225, 231, 234, 311.
Lyon, Flor. M. 229, 230, 316.
Lythrum 63, 64, 70.
Lythrum Salicaria 38, 39, 46, 62—64, 66.

M.

Macrozamia 250, 262, 302.
Macrozamia corallipes 250, 324.
Maranta 28—30.
Marsilia quadrifolia 315.
Massart, J. 145, 146, 200.
Meulen, R. G. van der 290, 291, 316.
Mez, Carl & Kirstein, Karl 317.
Miadesmia membranacea 231, 323.
Michaëlis, L. 186, 197, 200.
Microcachrys 272, 320.
Microcoleus terrestris 205.
Mitrospermum 240, 299—301, 306.
Mitrospermum compressum 240, 311, 323.
Mittagia seminiformis 316.
Mohl, von 265, 268.
Myrica Gale 308, 309, 316.
Mytilus edulis 200.

N.

Nab, W. R. Mc. 290, 293, 294, 317.
Nichols, C. E. 264, 317.
Nobbe, F. 34, 67.
Norén, C. O. 271, 317.

O.

Oenothera 70.
Oenothera biennis 39, 40, 72.
Oersted 268.
Oliver, F. W. 226, 230. 232, 233, 235, 237, 277, 278, 280, 300, 317.
Oliver, F. W. & Salisbury, E. J. 317.
Oliver, F. W. & Scott, D. H. 231, 317.
Ostenfeld 2, 4, 5.
Ottenwälder 39—41, 62—65.

P.

Paramaecium 136, 145, 150, 151.
Parlatore, F. 267, 268, 317, 318.
Pascher 21.
Pax, F. 318.
Payer 222, 318.
Pearson, H. H. W. 222, 287, 290, 293, 296.
Perrin, J. 150, 189, 200.
Peyritsch, J. 222, 318.
Pfeffer, W. 132—134, 200.
Phacelia 44, 48, 49, 55, 56, 59, 60, 62, 66.
Phacelia tanacetifolia 42, 43, 46—50, 52—54, 66, 67.
Phyllocladus alpina 318
Physostoma 236, 240, 299—301, 304, 306.
Physostoma elegans 235, 317, 323.
Picea excelsa 269.
Pilger, R. 271—273, 277, 280, 318.
Pinus 267, 269, 303, 324.
Pinus Banksiana 268.
Pinus canariensis 270.
Pinus Laricio 268.
Pinus Pinaster 269.
Pinus Pinea 268.
Pinus ponderosa 268.
Pinus Pumilio 268.
Pinus sylvestris 270.
Pisum 106.
Pisum sativum 106.
Podocarpus 271, 272, 305, 306, 315, 324.
Podocarpus elongata 271.
Podocarpus macrophylla 271.
Podocarpus Nageia 271.
Podocarpus neriifolius 271.
Podocarpus spinulosa 312.
Polygonum amphibium 36.
Polylophospermum 317.
Potamogeton pectinatus 35.
Prankerd, F. L. 318.

Prantl, K. 222, 318.
Primula sinensis 312.
Pringsheim, E. G. 153, 200.
Promsy, Mlle G. 36—38, 67.
Psilotum triquetrum 320.

R.

Radais, M. 318.
Ranunculus 70.
Ranunculus sceleratus 69, 71, 96.
Renner, O. 264, 265, 318.
Robertson, Agnes 280, 318.
Robertson, T. B. 184, 201.
Rutten—Pekelharing, C. J. 133, 201.

S.

Sachs, J. 223, 265, 268, 318.
Sadebeck, R. 318.
Sagittaria platyphylla 35.
Sagittaria sagittifolia 34.
Sahni, B. 280, 318.
Salisbury, E. J. 240, 251, 262, 300, 303, 318, 319.
Saxegothaea 272, 320.
Saxegothaea conspicua 317, 320.
Schleiden, M. J. 222, 268, 319
Schmidt, A. 10, 11, 13—17, 19—21, 23, 24.
Schmitz 223, 319.
Schumann, K. 272, 319.
Schwartz, F. 145, 201.
Scirpus lacustris 35.
Scott, D. H. 232, 319.
Scott, D. H. & Masten, A. J. 237, 319.
Scrophularia 70.
Scrophularia nodosa 39, 40.
Selaginella 229, 323.
Selaginella apus 230, 316.
Selaginella rupestris 230, 316.
Seward, A. S. 319.
Seward, A. S. & Gowan, Miss J. 251, 252, 258, 319.
Shibata, K. 134, 139, 201.
Sinningia speciosa 72.
Sinnott, E. W. 271, 319.
Smith, F. G. 319.
Smith, J. J. 30.
Smith, R. Wilson 229, 319.
Solanum 44, 62.
Solanum Lycopersicum 42, 44, 46, 55—57, 60, 66.
Sperk, Gustav 263, 319.
Sphaerostoma 235, 236, 240, 299—301, 305, 306.
Sphaerostoma ovale 234, 312, 323.
Spiess, Karl von 251, 253, 273, 319.
Spirillum 153, 154, 194.
Spirillum rubrum 141.
Sprecher, A. 251, 319.
Spruit, C. 129.
Stange, B. 134, 135, 138, 201.
Stangeria 247, 248, 309.
Stangeria paradoxa 247, 314, 316, 323.
Stangeria schizodon 248.
Stenzel, K. G. 267, 268, 319.
Stephanodiscus 1, 21, 23.

Stephanodiscus Astraea 17, 24.
Stephanodiscus Astraea var. minutulus 24.
Stephanodiscus Astraea var. spinulosus 22—24.
Stephanodiscus Hantzschianus 20.
Stephanodiscus Hantzschii 20, 21, 24.
Stephanodiscus Hantzschii var. pusillus 22.
Stiles, Walter 320.
Stopes, Marie C. 243, 244, 248, 249, 302, 307, 320.
Strasburger, Ed. 223, 252, 268, 276, 286, 289, 290, 293, 305, 320.
Sykes, M. G. 290, 291, 297, 320.

T.

Taxus 276, 280, 304—306, 324.
Taxus baccata 318.
Taxus baccata var. adpressa 283.
Taxus baccata var. Dovastoni 283.
Taxus baccata var. elegantissima 283.
Taxus baccata var. fastigiata 283.
Taxus baccata var. hibernica 283.
Taxus baccata var. horizontalis 283.
Taxus baccata var. pendula 283.
Taxus baccata var. pyramidalis 283.
Taxus canadensis 314.
Taxus cuspidata 283.
Taxus disticha 283.
Taxus tardiva 281, 283.
Telangium 226, 309, 312.
Telangium Scotti 225, 312.
Thalassiosira 4, 5, 8.
Thalassiosira baltica 2, 4—9, 12.
Thalassiosira baltica var. batava 7—9.
Thalassiosira baltica var. fluviatilis 9.
Thalassiosira bioculata 5.
Thalassiosira decipiens 5.
Thalassiosira gravida 5.
Thalassiosira hyalina 5.
Thalassiosira Nordenskjöldii 5.
Thoday, Mary G. Sykes— 287, 288, 320.
Thoday, M. G. & Berridge, E. M. 284, 320.
Thomson, R. B. 271, 320.
Thuya 266, 304, 309.
Thuya occidentalis 266, 324.
Tieghem, M. Ph. van 221, 268, 286, 320.
Tison, A. 271, 320.
Torreya 272, 275—277, 279, 283, 304—306.
Torreya nucifera 277—279, 324.
Torreya taxifolia 314.
Traube, J. & Marusawa, T. 44, 68.

Traube, J. & Rosenstein, H. 44, 68.
Trifolium 223.
Trifolium repens 313.
Trigonocarpus 225, 237, 240, 262, 299—303, 306, 309, 311, 315, 317, 319.
Trigonocarpus Oliveri 319.
Trigonocarpus Parkinsoni 237, 240, 319, 323.
Trigonocarpus Shorensis 240, 262, 318, 323.
Tsuga 268.
Tsuga canadensis 269.
Tubeuf, C. von 267, 320.
Tupper, W. W. 251, 320.

V.

Velenovský, J. 206, 251, 267, 268, 308, 321.
Verbascum 70.
Verbascum thapsiforme 39, 40.
Veronica Tournefortii 71.
Voegler, C. 158, 201.

W.

Warming, Eug. 222, 321.
Weber 144.
Welwitschia 290, 293, 294, 297, 305—308, 315, 317, 318.
Welwitschia mirabilis 290, 314, 316, 318, 320, 324.
Wettstein, R. von 251—255, 321.
Wibaut—Isebree Moens, Frau Dr. 9.
Wieland, G. R. 241, 321.
Wientjes, K. 33.
Wille, N. 143, 201.
Williamson 234.
Willkomm, M. 267, 268, 321.
Wisselingh, C. van 275, 279, 321.
Worsdell, W. C. 222, 223, 257, 267, 272, 273, 276, 289, 321, 322.

Y.

Young, Mary S. 271, 322.

Z.

Zamia floridana 319.
Zygogonium ericetorum 205.

SOMMAIRE.

H. R. M. de Haan. Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments. With 12 Textfig. 219

Annie M. Hartsema. Index alphabetique 325

SOMMAIRE.

Articles:

Dr. A. C. J. van Goor.	Zur Charakteristik einiger Coscinodiscineae. Mit 10 Textfig.	1
J. C. Costerus.	La structure de la fleur de Canna. Avec Tab. I	26
K. Wientjes.	Accélération de la germination sous l'influence des acides	33
E. C. van den Bos.	Action stimulante des sels arotés sur la germination de l'Amarantus caudatus	69
C. Spruit P.P.zoon.	The influence of electrolytes on the tactical movement of Chlamydomonas variobilis Dangeard. With 7 Textfig.	129
A. J. M. Garjeanne.	Ueber Haplozia caespiticia Dum. Mit 6 Textfig. . .	205
H. R. M. de Haan.	Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments. With 12 Textfig. . . .	219
Annie M. Hartsema.	Index alphabétique . . .	325

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

publié par

la Société botanique néerlandaise et les
Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam
de Groningue et d'Utrecht et de l'Université
technique de Delft

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt,
Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XVIII.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

A. Oosthoek × Utrecht × 1921

A. OOSTHOEK / Editeur / UTRECHT

HUGO DE VRIES

OPERA E PERIODICIS COLLATA

Sous ce titre un

RECUEIL DES MONOGRAPHIES SCIENTIFIQUES

du grand botaniste vient de paraître.

De Vries a fait tant de recherches sur toutes sortes de terrains que beaucoup de biologistes trouveront sans aucun doute dans cet ouvrage un grand nombre d'études qui les intéresseront.

Il va sans dire toutefois que deux catégories de recherches, où *de Vries* a fait œuvre de pionnier, occupent le premier plan: celles sur le turgor et la plasmolyse, qui ont puissamment contribué au développement de la chimie physique, pour autant que celle-ci s'occupe de la théorie des solutions, et celles qui se rapportent au problème de l'hérédité.

De Vries a été incontestablement un des premiers qui aient tâché de continuer l'oeuvre de Darwin, non pas en dressant des généalogies hypothétiques ou en se jetant dans des spéculations philosophiques, mais en faisant des recherches exactement expérimentales au moyen desquelles il comptait pouvoir approfondir les lois de l'hérédité et de la variabilité.

C'est en cela que consiste en tout premier lieu le haute valeur de tout ce que *de Vries* a produit dans les derniers temps.

Les biologistes et les médecins accueilleront sans doute avec joie la publication d'un recueil de ces études, pour la plupart écrites en langue française, anglaise et allemande et qui, parues en majeure partie dans un grand nombre de revues scientifiques, sont des à présent presque introuvables et souvent inaccessibles.

L'ouvrage est complet en 6 volumes, chacun de ± 550 pages, orné de 19 gravures en couleurs et d'un grand nombre de gravures en noir.

Le prix est pour l'ouvrage complet, relié en toile 50 florins.

Les volumes ne se vendent pas séparément.

L'éditeur

UTRECHT. A. OOSTHOEK.

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

publié par

la Société botanique néerlandaise et les
Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam
de Groningue et d'Utrecht et de l'Université
technique de Delft

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt,
Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XVIII.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

A. Oosthoek * Utrecht * 1921

SOMMAIRE.

J. J. Lynst Zwikker.
L'action des enzymes amylolytiques sur les grains d'amidon naturels, et la structure colloïdale de l'amidon 1

A. C. J. van Goor.
Die Zostera-Assoziation des holländischen Wattenmeeres. Mit 1 Textfig. 103

B. H. Danser.
Contribution à la Systématique du Polygonum lapathifolium. Avec Tab. I—III 125

Camille Sauvageau.
Observations biologiques sur le Polysiphonia fastigiata Grev. Avec 6 Fig. dans le Texte 213

J. C. Costerus.
Dialyse du pistil de Rhododendron sp. Avec Tab. IV 231

Dr. Clara Zollikofer.
Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Mit 5 Fig. im Text 237

H. W. M. Roelants.
Über das mechanische System in den Stengeln der Gramineen 322

L. G. M. Baas-Becking.
The origin of the vascular structure in the genus Botrychium; with notes on the general anatomy. Fig. 1—49, Tab. V, VI 333

C. E. B. Bremekamp.
Über den Einfluß des Lichtes auf die geotropische Reaktion. Fig. 1—8, Tab. VII—IX 373

Annie M. Hartsema.
Index alphabétique 441

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

publié par

la Société botanique néerlandaise et les
Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam
de Groningue et d'Utrecht et de l'Université
technique de Delft

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt,
Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XVIII. Livraison 1.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

A. Oosthoek * Utrecht * 1921

A. OOSTHOEK / Editeur / UTRECHT

HUGO DE VRIES
OPERA E PERIODICIS COLLATA

Sous ce titre un
RECUEIL DES MONOGRAPHIES SCIENTIFIQUES
du grand botaniste vient de paraître.

De Vries a fait tant de recherches sur toutes sortes de terrains que beaucoup de biologistes trouveront sans aucun doute dans cet ouvrage un grand nombre d'études qui les intéresseront.

Il va sans dire toutefois que deux catégories de recherches, où *de Vries* a fait œuvre de pionnier, occupent le premier plan: celles sur le turgor et la plasmolyse, qui ont puissamment contribué au développement de la chimie physique, pour autant que celle-ci s'occupe de la théorie des solutions, et celles qui se rapportent au problème de l'hérédité.

De Vries a été incontestablement un des premiers qui aient tâché de continuer l'oeuvre de Darwin, non pas en dressant des généalogies hypothétiques ou en se jetant dans des spéculations philosophiques, mais en faisant des recherches exactement expérimentales au moyen desquelles il comptait pouvoir approfondir les lois de l'hérédité et de la variabilité.

C'est en cela que consiste en tout premier lieu le haute valeur de tout ce que *de Vries* a produit dans les derniers temps.

Les biologistes et les médecins accueilleront sans doute avec joie la publication d'un recueil de ces études, pour la plupart écrites en langue française, anglaise et allemande et qui, parues en majeure partie dans un grand nombre de revues scientifiques, sont des à présent presque introuvables et souvent inaccessibles.

L'ouvrage est complet en 6 volumes, chacun de ± 580 pages, orné de 19 gravures en couleurs et d'un grand nombre de gravures en noir.

Le prix est pour l'ouvrage complet, relié en toile 50 florins.
Les volumes ne se vendent pas séparément.

L'éditeur

UTRECHT. A. OOSTHOEK.

L'action des enzymes amylolytiques sur les grains d'amidon naturels, et la structure colloïdale de l'amidon

par

J. J. LYNST ZWIKKER.

Introduction.

Le point de départ de la présente étude réside dans l'observation suivante: on a remarqué que les grains d'amidon, dans leur état natural, non transformés en empois, se comportent d'une façon toute particulière — et qui diffère d'une espèce d'amidon à l'autre — en présence des liquides amylolytiques; la réaction qui intervient n'est pas la même — en apparence du moins — à l'intérieur de la cellule végétale et au cours des expériences exécutées in vitro; et même dans ces dernières, les différentes espèces d'amidon donnent encore des résultats différents.

C'est une opinion universellement reçue, depuis assez longtemps déjà, que les grains d'amidon sont enveloppés, chez toutes les espèces végétales, par une couche extérieure dont la composition diffère de celle de la partie interne des grains; cette couche externe oppose — tout au moins in vitro — une résistance considérable à l'action des ferments diastasiques. Cette influence de la couche externe n'est, d'autre part, pas également importante chez les différentes espèces d'amidon; plusieurs savants ont cherché à classer ces diverses espèces en une série, ordonnée d'après l'importance croissante de cette influence de la zône externe, mais sans arriver, jusqu'à présent, à des résultats ab-

UL 1 2 1921

solument concordants (Hammersten en 1871, Baranetzky en 1878, Lintner en 1890, Ling en 1903, Day en 1908). En règle générale, on peut dire que l'amidon des céréales est facilement attaqué par ces ferments, à l'état cru; les grains d'amidon du riz, au contraire, comme ceux de l'arrowroot et surtout ceux de la pomme de terre résistent énergiquement, tant qu'ils ne sont pas transformés en empois; dans le cas de la pomme de terre, Guérin-Varry signalait déjà le fait dès 1835.

Tous les chercheurs ci-dessus énumérés ont abouti à des conclusions qui concordent assez bien, dans les grandes lignes. Reichert, au contraire, dans son travail assez étendu sur la question, y défend un point de vue tout-à-fait personnel; cet auteur est d'avis que les grains d'amidon ne sont attaqués en aucune façon par les ferments tels que la diastase du malt ou la taca-diastase, la ptyaline et la pancréatine, aussi longtemps que ces grains sont intacts et qu'ils sont à l'abri de l'action des bactéries; ces vues ont été confirmées par les recherches expérimentales de cet auteur[1].

L'action de ces ferments additionnés d'une petite quantité de chloroforme comme antiseptique, se prolongea pendant plus de 12 mois et à la température optimale, sur diverses espèces d'amidon, sans provoquer la moindre érosion ou digestion. Reichert croit, en conséquence, que la plante vivante dispose d'autres moyens pour vaincre cette résistance des grains.

Ces résultats de Reichert sont néanmoins en contradiction directe avec ceux qu'avait obtenus Day[2] peu de temps auparavant; ce dernier avait cependant eu soin, lui aussi, d'éviter les influences perturbatrices dûes aux microbes, par l'addition de thymol. C'est pourquoi il nous a semblé qu'il y avait intérêt à reprendre ces recherches.

---

[1] Reichert. The differentiation and the specificity of starches in relation to Genera, Species, etc. . Cette étude qui a paru en 1913 constitue le Bulletin No. 173 de la Carnegie Institution de Washington.

[2] Day. 1908. U. S. Dep. of Agriculture. Bullet. 202, p. 24 cité d'après Reichert.

Pour des raisons que nous ferons connaître plus loin, nous avons choisi comme matériel d'expérience l'amidon de la pomme de terre, du froment, de Canna et de la tulipe. Des quantités égales de ces quatre espèces d'amidon furent introduites dans l'étuve à culture, maintenue à la température de 30° environ, où nous les avons laissé macérer avec de la salive non diluée; cette liqueur possédait un pouvoir diastasique si énergique qu'elle décomposait instantanément la quantité égale d'amidon, préalablement gélifié (transformé en empois); cette décomposition était si complète que la réaction par l'iode était négative. Les expériences furent établies en deux séries, additionnées respectivement de chloroforme et de thymol.

Dans les deux cas, l'amidon de froment se trouva complètement décomposé après une nuit; le liquide ne ne colorait plus par l'iode; quant au précipité qui s'était déposé, l'examen microscopique y prouva l'absence totale de tout élément figuré.

Au bout de 2 jours, l'amidon de Canna était attaqué de façon visible. Les résultats de la réaction apparaissent cependant peu nettement à cause de la grande translucidité des grains; le phénomène devient au contraire très clair si l'on fait agir l'iode: les bords translucides restent incolores, ce qui prouve qu'ils ne contiennent plus de β-amylose.

L'amidon de pomme de terre ne laissait paraître encore, à ce moment, aucun changement Au bout de 5 jours, on voit que, pour l'amidon de Canna, tous les grains sont déjà digérés à moitié; beaucoup le sont même entièrement, c'est-à-dire qu'ils ne contiennent plus de β-amylose; l'α-amylose, en effet, n'est pas attaquée. Après le départ de la β-amylose, les grains d'amidon conservent encore si exactement la forme et l'aspect des grains intacts, qu'ils ne s'en distinguent guère que par une petite différence dans leur indice de réfraction de la lumière. Les grains digérés à moitié montrent que la zone d'attaque est limitée nettement par les couches concentriques. On peut apercevoir, par places, au milieu de la région incolore, une tache bleu au

contour très net: c'est une portion de grain, située entre deux cercles concentriques, qui a résisté.

Au bout de 10 jours, le précipité qui s'est déposé donne encore, sporadiquement, la coloration bleue par l'iode; nous n'avons jamais constaté, au cours de cette décomposition de l'amidon, qu'il se soit formé de l'érythrodextrine.

L'amidon de la tulipe donne à peu près les mêmes réactions de celui du Canna.

Quant à l'amidon de la pomme de terre, il est encore presqu'entièrement intact au bout d'une semaine.

L'attaque des grains les plus petits devient visible, soit sur tout le pourtour à la fois, soit d'abord d'un côté. Les grains volumineux sont, en ce moment, encore tout-à-fait intacts et ne commencent à subir l'influence du ferment qu'au cours des semaines suivantes; le ferment a besoin, d'ailleurs, d'un temps très long pour venir à bout de ces gros grains. On voit clairement que l'action du ferment diminue lentement mais de façon continue au fur et à mesure que les antiseptiques deviennent plus vieux et exercent, par le fait même, une influence de plus en plus nocive. De même que pour les amidons précédents, les grains de la pomme de terre conservent leur forme et leur aspect et l'attaque a lieu, en règle générale, sur tout le pourtour, suivant des lignes circulaires.

Nos expériences constituent donc une confirmation des essais de Day et des autres expérimentateurs; les résultats obtenus par Reichert doivent reposer sur une erreur. On ne peut guère admettre que ce dernier se soit laissé tromper par l'aspect extérieur des grains déjà digérés; nous devons donc forcément attribuer les résultats aberrants de ses expériences à l'inactivité relative de ses enzymes. Rappelons-nous combien de temps a nécessité l'attaque des grains par la salive, dont l'action diastasique est cependant si énergique, et dans laquelle le ferment se trouve dans les meilleures conditions possible; nous ne nous étonnerons plus, après cela, en constatant qu'une dilution au centième ($^1/_{100}$) des ferments préalablement isolés, et additionnés d'un antiseptique

qui peut ne pas être tout-à-fait inoffensif, n'a pas eu le temps d'agir suffisamment, pour permettre à l'expérimentateur de noter les résultats.

On est tenté d'attribuer, nous l'avons remarqué déjà plus haut, les différences qui se manifestent dans la résistance des grains d'amidon à la présence d'une couche enveloppante autour de ces grains, dont la composition chimique serait différente de celle des parties internes. Certains auteurs considèrent qu'elle est formée exclusivement d'α-amylose; d'autres pensent, au contraire, que d'autres substances combinées avec l'amidon y joueraient un rôle.

Jentys[1] est d'avis que, pour éviter une décomposition prématurée de ses substances de réserve par le suc cellulaire, la plante est capable, quand il y a lieu, de tanner l'amidon, utilisant ainsi pour ce faire l'antagonisme énergique bien connu qui existe entre l'action des tannins et de l'amylase. Cet auteur aurait obtenu, aux dépens de l'amidon pur, des produits qui donnent avec le chlorure de fer des réactions colorées; il aurait même réussi, en faisant agir le tannin sur une solution d'amylose, à obtenir des grains d'amidon artificiels dont la structure est identique à celle des plus beaux grains naturels. Ce sont là les arguments les plus importants apportés par Jentys, parmi toute une série d'autres d'ordre secondaire. Nous sommes à même de pouvoir confirmer la formation des grains d'amidon artificiels; l'argument qu'on peut en tirer est, cependant, à mon avis un peu faible; il faudrait, nous semble-t-il, démontrer d'abord, d'une façon précise, que les cercles concentriques des grains artificiels et naturels ont la même origine; or on sait que chez ceux-là, ces lignes circulaires sont dues à une précipitation par zone, et sont comparables aux anneaux de Liesegang. Quant à la manière de déceler les substances aromatiques, qui réagissent

[1] Jentys. Sur la nature chimique et la structure de l'amidon. Bull. Acad. Sc. de Cracovie. 1907, p. 203.

avec le chlorure de fer, Jentys en donne une description peu probante; voir à ce sujet le chap III.

Beyerinck[1] au contraire croit que la différence que l'on constate entre la paroi et le contenu des grains d'amidon est probablement basée sur une incrustation des albuminoïdes du leucoplaste dans l'amylose; ce mélange des deux substances constituerait un corps à caractères physiques très spéciaux. Cette interprétation cadrerait mieux avec cette remarque générale, à savoir que les substances incrustantes modifient fortement la solubilité des substances capables d'imbibition; les parois cellulaires lignifiées ou subérifiées, le cuir tanné nous en fournissent de bons exemples. Si cette interprétation est exacte la quantité des albuminoïdes ainsi incrustés serait, en tous cas, très faible. Beyerinck n'est pas parvenu, en effet, à déceler, par l'analyse chimique, la moindre différence dans la teneur en azote entre l'amidon et les utricules d'amidon de pommes de terre préalablement gélifié et débarrassé de la granulose par lavage.

Il est incontestable que si pareille interprétation contenait une part de vérité, une couche externe ainsi constituée pourrait opposer, par les modifications qui interviendraient dans ses caractères colloïdo-chimiques, une barrière sérieuse aux influences fermentatives. Les divers problèmes qui se présentent, quand on veut rechercher les causes de la force de résistance différente pour les différentes espèces d'amidon, ne peuvent, en aucune manière, être considérés comme résolus; cela résulte clairement de tout ce qui précède.

Admettons qu'il existe une couche externe différenciée, ce que rendent probable les observations cytologiques de Salter[2] comme aussi celles de Kraemer[3] et celles de Denniston[4];

[1] Beyerinck. De bouw der zetmeelkorrels. Versl. Wis-en Natuurk. afd. Kon. Akad. v. Wetensch. 1912; XX, 1252.

[2] Salter. Zur näheren Kenntnis der Stärkekörner. Jahrb. f. wiss Bot., 1898. XXXII, 117.

[3] Kraemer. Botan. Gazette, 1902, XXXIV, 341.

[4] Denniston. Trans. Wiscons. Acad. 1904, XV, 664 La dernière est citée d'après l'ouvrage de Reichert.

nous ignorons absolument si cette membrane a une structure identique à celle des membranes situées vers l'intérieur des grains, et dont la projection se présente à nos yeux sous la forme de lignes circulaires. Il y a lieu encore de se demander, nous semble-t-il, si l'on peut attribuer à cette membrane externe une influence aussi prépondérante dans les phénomènes qu'on l'a fait constamment jusqu'ici; n'oublions pas, à ce point de vue, que nous ne savons rien quant à cette autre hypothèse possible: l'autre élément constitutif important des grains d'amidon, la β-amylose, ne pourrait-il pas se montrer plus apte à réagir dans un cas que dans l'autre?

Meyer et les chercheurs qui le suivent admettent, il est vrai, que cette dernière substance est identique à elle-même, dans toutes les espèces d'amidon; mais cette conclusion ne s'appuie que sur des essais faits sur des solutions d'amidon soumises à l'action de la chaleur. Tout nous fait prévoir, au contraire, que l'aptitude à réagir avec la diastase se trouve dans un rapport de dépendance étroite vis-à-vis de l'état colloïdal du substratum; précisément à ce point de vue, chimico-colloïdal, la transformation en empois, la «gélification» de l'amidon fait subir à ce dernier des modifications très importantes. Ces considérations doivent nous engager à ne pas accepter l'opinion de ces auteurs sans examen préalable sérieux.

Nous sommes donc amené ainsi à nous occuper, dans la présente étude, non seulement de la nature éventuelle de la couche externe et des lamelles, mais encore de la β-amylose de Meyer; et, comme cette dernière pourrait bien être la substance-mère de tous les autres constituants de l'amidon, nous allons l'examiner tout d'abord.

CHAPITRE I.

L'amidon naturel, non modifié.

§ 1. Aperçu général.

D'après la vieille théorie de Nägeli[1] l'amidon serait composé de deux substances; la première des deux, la granulose, est soluble dans l'eau bouillante et facilement attaquable par l'amylase; l'autre n'est pas soluble dans l'eau bouillante et résiste beaucoup mieux à l'amylase; comme cette substance offre certaines ressemblances avec la cellulose, Nägeli l'a appelée amylocellulose.

Meyer[2] a démontré plus tard que l'amylocellulose s'apparente de beaucoup plus près à la granulose que Nägeli ne l'avait pensé tout d'abord; si l'on chauffe, p. ex. l'amylocellulose à 120°, on peut la transformer en granulose. Cette parenté chimique des deux corps, que Meyer se représentait comme étant du même ordre que celle qui existe entre un anhydride et le corps dont il dérive, il l'exprima par les dénominations de α-amylose et de β-amylose, qu'il substitua resp. aux noms de l'amylocellulose et de la granulose.

Pendant un demi-siècle, nos connaissances relatives à la nature de l'amidon en restèrent à ce point. Une période de recherches actives s'ouvrit par les études de Maquenne[3] sur la rétrogradation des solutions d'amidon. Cet auteur attira

[1] Nägeli. Die Stärkekörner. Zürich 1858.
[2] Meyer. Untersuchungen über die Stärkekörner Jena 1895.
[3] Maquenne. Compt. rend. Acad. des Sc., 1902—1908.

l'attention sur ce fait, observé depuis longtemps, que les solutions d'amidon homogènes, conservées aseptiquement, laissent déposer, à la longue, un précipité granuleux; celui-ci offre une certaine ressemblance avec certaines espèces d'amidon à grains très fins, existant dans la nature. Il étudia l'influence exercée par les acides et par les alcalis sur ce phénomène. Les solutions d'amidon rétrogradé (dans l'eau surchauffée) donnent, avec l'iode, une coloration bleue plus intense que les solutions équivalentes d'amidon naturel; de plus, les solutions d'amidon obtenues par hydrolyse fermentative ne fournissent qu'environ 80 % de la quantité théorique de maltose; Maquenne en tira la conclusion qu'il doit y avoir encore une autre substance en présence, qu'il nomma amylopectine: exprimant ainsi, par ce nom même, qu'il considérait ce corps comme le support des propriétés visqueuses de l'empois, caractéristiques des solutions d'amidon naturel, mais qui manquent au contraire aux solutions d'amidon rétrogradé (dénommé aussi, parfois, artificiel).

Maquenne n'admet pas, néanmoins, trois éléments constitutifs dans l'amidon: il considère, en effet, l'α-amylose et la β-amylose comme identiques; toute la portion de l'amidon, qui n'est pas composée d'amylopectine, correspondrait, d'après lui, à l'α-amylose de Meyer; celle-ci pourrait, par certains processus spéciaux, être amenée à entrer en solution sous l'influence de l'amylopectine; elle se séparerait ensuite, peu à peu, de cette solution, en formant un précipité (= rétrogradation). Quant à la manière dont l'α-amylose se maintiendrait à l'état dissous, Maquenne ne s'explique pas très nettement. Il rappelle que l'inuline existe en solution dans le suc cellulaire, alors qu'après cristallisation elle devient insoluble; il croit, d'autre part, que les divers homologues de $C_6H_{10}O_5$ passent, par influence eutectique, dans la solution, dont l'amylose se séparerait, ultérieurement, par dilution, sous forme de cristaux.

Malgré les résultats de recherches ultérieures, qui affaiblis-

saient la valeur démonstrative de ses arguments, Maquenne est resté fidèle à ces interpétations; il admet encore aujourd'hui l'existence de l'amylopectine, cette substance, qui n'a, peut-être, que la signification d'une conception de l'esprit. Maquenne lui-même a démontré qu'en présence de diastase activée (c'est-à-dire, en veillant à ce que la concentration de H., dans la solution soit optimale), on peut obtenir un rendement de maltose qui est, à peu de chose près, un rendement théorique-Quant à la valeur de la réaction que donne l'iode, il y lieu de la discuter.

A quel endroit l'amylopectine se trouve-t-elle localisée à l'intérieur du grain d'amidon?

Maquenne a pensé tout d'abord que, conformément à ses fonctions, qui consistent à maintenir l'amylose à l'état dissous, l'amylopectine se trouvait distribuée, d'une façon homogène, à travers tout le grain. Plus tard, Madame Gatin-Gruzewska[1] indiqua une méthode de préparation, basée sur le gonflement qu'éprouvent les grains d'amidon sous l'influence d'une solution de soude (ou de potasse) très diluée; on acidifie ensuite, puis on lave. Ce traitement donne lieu à la formation de membranes ayant l'aspect de petits sacs, d'utricules, qui ont été décrits également par Beyerinck (l. c.); ces utricules sont, visiblement, originaires du pourtour des grains; Maquenne a modifié dès lors sa manière de voir dans ce sens.

La constitution de l'amylopectine, que les savants français avaient laissée absolument dans l'ombre, fut élucidée quelque peu par les travaux de Samec[2]; dans une série de recherches très développées cet auteur reprit l'étude de la rétrogradation et des conditions dans lesquelles elle se produit. Au cours de ces expériences, il opéra de très nombreuses déterminations de la viscosité, s'efforçant d'arriver ainsi à une conception plus nette de la structure des solutions colloïdales, et plus spécialement du

---

[1] Gatin-Gruzewska. Compt. rend., 1908, CXLVI, 540; 1911, CLII, 785.

[2] Samec. Studien über Pflanzenkolloide. Kolloidchem. Beihefte, 1911—1916.

degré d'hydratation de la phase disperse. Ses premiers travaux l'amenèrent à formuler cette conclusion que la rétrogradation constitue un cas spécial d'un phénomène très fréquent dans le groupe des lyocolloïdes: la floculation en solution pauvre en électrolytes. De la forme des courbes de viscosité au cours du vieillissement des solutions d'amidon, il conclut qu'en vieillissant celles-ci subissent une déshydratation énergique; de ce fait, la viscosité descend à $^1/_5$ de sa valeur primitive; et la déshydratation est même plus forte que la précipitation ne pourrait le faire prévoir.

Parallèlement à cette déshydratation physique, Samec admet encore une déshydratation chimique, aboutissant à la formation de substances analogues aux anhydrides et aux lactones.

Le rôle important qu'en dépit des quantités très minimes en présence (0,2—0,3%), jouent les électrolytes, se trouve ici tout naturellement porté à l'avant-plan; ce rôle leur avait déjà été reconnu précédemment, à la suite des recherches de Roux, Fernbach, Wolff et Fouard. De même que ces derniers, Samec remarque que l'on ne peut réaliser qu'une déminéralisation partielle par le lavage au moyen d'un acide dilué; il est impossible de se débarrasser de cette manière de la majeure partie de l'acide phosphorique. Il se figure ce dernier corps comme combiné chimiquement, entrant dans la formation d'un éther amylophosphorique; cette hypothèse n'est, au surplus, pas neuve. Mais l'auteur qui nous occupe a pris la peine d'en vérifier minutieusement la valeur pour l'explication de toutes les particularités des solutions d'amidon, qui ont été observées jusqu'à présent: la rétrogradation, par exemple, ainsi que l'influence des acides et des bases sur la viscosité et la conductibilité électrique de ces solutions. Samec en conclut finalement que c'est cet éther qui serait le support des propriétés visqueuses que présentent les solutions fraiches, et qu'il doit, conséquemment, être identifié avec l'amylopectine de Maquenne.

En admettant, pour le poids moléculaire de l'amylose, le chiffre de 10000, qui n'est certainement pas trop élevé, mais probable-

ment trop bas, on trouve que l'amidon de pomme de terre contiendrait environ 20% d'amylopectine.

Une solution d'amidon, dès qu'elle a vieilli, ne peut plus être ramenée, d'àprès Samec, au degré de viscosité élevé primitif, même si tous les constituants y existent encore. Samec explique cette irréversibilité de la rétrogradation par cette hypothèse: au sein de l'eau, l'éther se dissocierait, avec formation d'amylose difficilement soluble; le phénomène d'éthérification, d'autre part, ne serait pas réversible.

Je ne veux pas discuter ici la question de savoir comment on peut faire marcher de pair cette dissociation extraordinairement facile et la grande stabilité des éthers que Northrop et Nelson[1] sont parvenus à isoler réellement. S'il était prouvé que l'éther, qui n'est pas dissocié dans l'acide chlorhydrique concentré, reste stable également dans l'eau froide ou chaude, la dernière explication de la rétrogradation donnée par Samec tomberait. Par contre, l'existence de l'acide amylophosphorique (amylopectine) se trouve désormais établie assez solidement.

Fouard[2] aboutit à une conclusion différente, relativement à l'homogénéité de l'amidon. Cet auteur a appliqué aux solutions d'amidon la méthode de la filtration à travers des membranes de collodion, découverte récemment; les solutions d'amidon qu'il utilisa avaient été déminéralisées préalablement, d'après le procédé de Fernbach et Wolff, en les traitant de façon extrêmement prudente par un acide étendu; les solutions ainsi traitées furent les seules qu'on parvint à faire passer au travers des membranes de collodion.

C'est à la suite de ces recherches que Fouard se crut autorisé a formuler cette conclusion: „L'amidon est une substance chimique unique susceptible d'une transformation totale et réversible vers un état de solution parfaite"[3].

[1] Northrop & Nelson. Journ. Amer. Chem. Soc., 1916, XXXVIII, 472.

[2] Fouard. Recherches sur l'état colloïdal de l'amidon, et sur sa constitution physico-chimique. Thèse. Paris 1911.

[3] l. c. p. 63.

Fouard considérait cette solution comme une solution „véritable", conformément d'ailleurs à l'opinion courante à cette époque, et qui remontait à Duclaux, d'après laquelle les membranes de collodion ne sont perméables que pour les solutions des cristalloïdes. Et, en réalité, la dispersité de la phase solide était ici extrêmement grande, comme le démontrèrent les observations ultramicroscopiques, qui ne purent déceler la présence d'aucune particule.

Nous ne pouvons, malgré cela, regarder la conclusion de Fouard que comme au moins prématurée. On ne peut nier que l'amidon utilisé par lui n'ait été modifié par le traitement à l'acide; on remarquera, de plus, que le fait que la substance dissoute a traversé, toute entière, un ultrafiltre ne constitue pas à strictement parler un argument en faveur de son homogénéité chimique. Les ultrafiltres sont, en effet, des cribles dont les mailles présentent une largeur déterminée: des molécules de constitution chimique différente peuvent donc passer sans difficulté à travers ces mailles, pourvu que leur volume soit le même.

Il nous reste encore à mentionner, parmi les ouvrages qui rentrent dans le cadre de notre mémoire, les recherches de Fernbach et Wolff[1] sur l'action coagulatrice qu'exercent les solutions d'amylose sur l'amidon dissous; cette réaction est traitée in extenso par ces deux auteurs qui l'attribuent à la présence d'un enzyme spécial, l'amylocoagulase; celle-ci existerait, dans les cellules végétales, surtout pendant la période de synthèse de l'amidon; on peut aussi, par certains procédés, en démontrer la présence dans l'extrait de malt. L'existence de cet enzyme spécial a, néanmoins, été mise en doute à plusieurs reprises. Fouard considérait la réaction en question comme une réaction amylolytique à rebours, c'est-à-dire comme une zymosynthèse opérée par la diastase; à mon avis, il y a lieu de croire plutôt que ce sont des phénomènes d'adsorption qui entrent en jeu, phénomènes qui précèdent régulièrement toute décomposition fermentative;

[1] Fernbach et Wolff. Compt. rend., 1903—1904.

cette décomposition toutefois peut, dans certaines conditions déterminées, ne pas se produire. Quoi qu'il en soit, le phénomène semble intéressant, au point de vue de la genèse des grains d'amidon, tels qu'ils se présentent dans la nature.

Tirons donc, pour finir, les conclusions de l'aperçu général qui précéde. Quiconque voudra étudier les conditions qui déterminent la production et la forme des différents éléments constitutifs de l'amidon, devra tenir compte, désormais, de la rétrogradation, de l'existence de l'acide phosphorique en combinaison organique, de l'action coagulatrice des enzymes et, „last not least", du rôle des électrolytes.

§ 2. Méthode.

Vu le caractère labile du complexe naturel „amidon", j'ai estimé qu'il fallait l'étudier dans des conditions qui se rapprocheraient le plus possible de celles dans lesquelles il se rencontre dans la nature. La transformation en empois, la „gélification" de l'amidon constitue déjà en soi — je le montrerai plus loin — une intervention violente dans ce système; c'est pourquoi je me suis décidé à opérer sur des solutions d'amidon préparées à froid.

Les grains d'amidon intacts peuvent rester pendant des mois dans le dialyseur, sans que la pellicule externe laisse passer la moindre parcelle d'amylose. Dès qu'on entame cette pellicule, par exemple en triturant les grains avec un peu d'eau, on voit la masse fluide devenir peu à peu visqueuse; si on dilue alors le liquide et qu'on le filtre ensuite, le filtrat donne une réaction bleu foncé avec l'iode. Le fait est connu depuis longtemps; vers 1860, il a été l'objet de longues discussions; certains auteurs avaient émis l'avis que la chaleur dégagée par la trituration aurait suffi pour transformer l'amidon en empois; mais, si l'on prend la précaution de refroidir fortement le mortier, on obtient encore le même résultat. Il est, du reste, facile de se convaincre que, lorsqu'on écrase des grains d'amidon entre le porte-objet et le

verre couvreur du microscope, les grains qui ont été sérieusement entamés sont entourés d'un liquide granuleux, qui, visiblement, s'écoule par les brêches de la paroi.

Lorsque, pour arriver à étudier systématiquement la substance soluble, on veut trituter ainsi les grains d'amidon à plusieurs reprises, et pousser cette opération aussi loin que possible, on est frappé par la grande résistance qu'opposent ces grains; ceux-ci résistent même, en grande partie, à une trituration prolongée dans un mortier. Il n'est pas recommendable de mélanger du sable quartzeux ou de la poussière de verre à l'amidon, car ces substances constituent des obstacles à la filtration.

Le procédé qui nous a donné le meilleur résultat, ce fut la trituration sur une plaque de verre mate, au moyen d'une molette de verre. Cette dernière était représentée par un flacon de verre, dont le fond avait été si exactement aplani par le polissage que l'on observait des phénomènes d'adhésion énergique sur la plaque de verre sèche. Nous remplissions le flacon de mercure, par dessus lequel on fixait un solide tampon d'ouate.

Même par ces procédés, la trituration de l'amidon reste toujours une besogne très laborieuse. Pour arriver à triturer convenablement quelques grammes, des heures se passent avant de pouvoir constater, à l'examen microscopique, que les grains sont complètement écrasés, ou tout au moins qu'ils ont perdu ce fort pouvoir réfringent qui s'observe facilement sous le microscope. Ce dernier caractère — qui dépend probablement, en partie tout au moins, de la forme lenticulaire des grains d'amidon — permet à l'opérateur de juger, par un simple coup d'œil, de l'avancement de son travail. La trituration de l'amidon, que l'on aura soin d'humecter constamment, devra être poursuivie jusqu'à ce que le mélange ait perdu son aspect brillant, et soit devenu mat à la vue.

Il est permis d'admettre, provisoirement, que la vitesse avec laquelle le ferment amylolytique est capable d'opérer l'hydrolyse se trouve sous la dépendance stricte de la grosseur des molates que renferme la pseudo-solution. Une telle hypothèse nous semble

probable à priori; une observation dûe à Fouard lui apporte, de plus, une certaine confirmation : cet auteur nota, en passant, qu'une quantité donnée de matière, présente dans une solution d'amidon déminéralisé, qu'il avait préparée, était transformée bien plus rapidement par les acides dilués que la même quantité de matière contenue dans une pseudo-solution de concentration identique.

Il s'ensuit que si l'on veut vérifier l'hypothèse que nous avons émise dans notre introduction, on devra examiner les solutions d'amidon, préparées à froid, au point de vue de leur degré de dispersité; il s'agissait, on s'en souviendra, de décider si le composant des grains d'amidon qui est soluble dans l'eau a une influence sur la vitesse de digestion de l'amidon cru. Un procédé qui semble se prêter à une telle démonstration consiste à essayer la filtration à travers des milieux inégalement perméables. On peut tout d'abord employer des filtres de papier, pour aboutir, en fin de compte, aux ultrafiltres dont on pourra reproduire à volonté des exemplaires à pores présentant la largeur déterminée. Ce sont surtout les filtres de collodion qui remplissent le mieux, à mon avis, les conditions requises, parce qu'ils ne réagissent pas chimiquement avec l'amylose, et qu'ils ne l'absorbent pas.

Les résultats obtenus jusqu'à présent, par le seul expérimentateur en ce domaine, ne semblaient pas très encourageants pour les expériences que nous avions projetées au moyen d'ultrafiltres. Fouard, mentionné déjà précédemment à plusieurs reprises, qui a étudié la manière dont se comportent les solutions d'amylose en présence des membranes semiperméables, ne put utiliser des ultrafiltres que dans le cas d'amidon déminéralisé. On constatera plus loin que nos craintes n'étaient pas fondées.

§ 3. Préparation des membranes semi-perméables de collodion.

Il y a grand intérêt, pour les recherches comparatives que nous voulons exécuter, à pouvoir préparer rapidement et facilement des filtres ayant toujours des pores de même diamètre; c'est pourquoi

nous voulons donner ici quelques détails sur la façon dont nous avons procédé.

Fouard utilisait les filtres tubulaires, fermés inférieurement, que l'on peut fabriquer d'après des méthodes différentes; celle qui est indiquée par Delezenne est la plus commode. On en trouvera la description dans la troisième partie du Manuel des opérations biochimiques par Abderhalden[1]. La largeur des pores est réglée, dans ce genre de filtres, par la composition de la solution de collodion. Au cours des dernières années, il a paru plusieurs articles relativement à ces filtres[2] et des modifications ont été proposées quant à leur mode de préparation; certaines de ces modifications permettent un réglage précis du diamètre des pores. Tous les procédés indiqués pèchent cependant en un point, c'est que les filtres présentent une épaisseur irrégulière, ce qui les rend moins exacts et aussi moins maniables. Pour préparer convenablement ces filtres, il faut avoir déjà une grande pratique; aussi ces filtres se trouvent-ils, actuellement, tout préparés dans le commerce, en Amérique. D'autre part, les services que ces derniers peuvent rendre sont très relatifs, puisqu'ils ne donnent aucune garantie quant à la constance du diamètre des pores, et que celle-ci est difficile à contrôler.

Au cours de la préparation des très nombreux filtres que nous avons eu à utiliser pour nos recherches, nous nous sommes efforcé de tourner les difficultés; nous y sommes parvenu de la manière suivante, qui nous donna d'excellents résultats, et que nous avons toujours suivie depuis lors.

Dans le couvercle, peu profond, de boîtes de Petri pas trop petites, on verse du mercure, jusqu'à ce que le fond soit recouvert complètement. C'est sur cette surface propre et exactement horizontale que l'on verse ensuite la solution de collodion, en un jet mince, au centre de la boîte: le liquide s'écoule alors uniformément et régulièrement vers le pourtour. Il est facile d'aper-

[1] Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden.

[2] Walpole. Biochem. Journ. 1915, IX, 285. Brown. Ibid. 1915, IX, 591 et 1917, XI, 40. Kober, J. Amer. Chem. Soc., 1918, XL, 1226.

cevoir, sur la surface fortement miroitante du mercure, jusqu'à la moindre bulle d'air, de façon à pouvoir s'en débarrasser immédiatement. On continue à verser le collodion jusqu'à ce que le liquide atteigne les bords du verre, et on mesure le volume correspondant. On obtient de cette manière des filtres ayant toujours la même surface, et comportant exactement la même quantité de matière; ils ont de plus l'avantage de présenter partout la même épaisseur; ils possèdent un bord suffisamment résistant, qui les empêche de se déchirer pendant les manipulations: ce bord est formé, en effet, par le collodion qui s'accumula dans l'espace qui reste libre entre le verre et la surface du mercure, déprimé, comme on sait, sous l'influence des forces capillaires.

Pour les boîtes de Petri de 15 centimètres de diamètre nous avons utilisé 15 centim. cubes de collodion, en mélangeant 10 volumes de collodion Edit. IV de la Pharmacopée néerlandaise à 15 volumes d'alcool fort. Lorsqu'on a rempli les boîtes, de la manière indiquée, on les abandonne à elles-mêmes dans un calme complet pendant quelques instants; il faudra avoir bien soin que la température soit la même pour tous les filtres, et qu'on laisse reposer après cela toutes les boîtes exactement pendant le même temps, p. ex. pendant 10 minutes. Si on laisse le collodion sécher plus longtemps, le filtre sera plus difficilement perméable; si, par exemple, on avait laissé sécher le collodion pendant une demi-heure, le filtre, une fois en action, ne possèderait plus qu'une vitesse de filtration, pour l'eau pure, équivalant à environ les $^2/_3$ de la vitesse des filtres qui ont séché pendant moins longtemps.

Après 10 minutes d'exposition à la température ordinaire, l'odeur d'éther persiste encore, mais la pellicule a déjà une solidité suffisante pour supporter de l'eau distillée, qu'on y verse, sans se plisser. Cette quantité d'eau est mesurée également, et on la maintient constante. Lorsque les courants de diffusion assez forts que l'on voit se produire à la surface du collodion ont cessé, on détache avec précaution les bords de la pellicule de la

paroi du verre au moyen d'une petite spatule de corne, en imprimant à celle-ci un mouvement vertical vers le bas; on pousse ensuite la spatule à une certaine distance sous la membrane, et on détache enfin, par un mouvement circulaire de glissement, le pourtour du filtre du mercure. Il est très facile, alors, d'enlever le filtre, que l'on lave ensuite à l'eau distillée, et que l'on met en réserve.

Avant de se servir d'un de ces filtres, on dépose la pellicule de collodion sur un ballon de verre renversé et humecté, en disposant les plis d'une façon convenable. Quand on replace le ballon dans sa position normale, le filtre y reste adhérent et peut être introduit dans un entonnoir; on peut, au besoin, empêcher le filtre de descendre trop profondément dans l'entonnoir, en plaçant sous le filtre une petite plaque de porcelaine perforée, de grandeur convenable. Pendant la filtration, il faut protéger les bords du filtre contre la dessiccation, en recouvrant l'entonnoir d'un couvercle de verre bien ajusté.

§ 4. Matériel expérimental.

Lorsqu'on parcourt la liste des travaux qui ont été publiés relativement à la nature de l'amidon, au cours de ces dernières années, par les auteurs tels que Maquenne, Fouard, Samec, on est frappé tout de suite par ce fait que tous les expérimentateurs ont utilisé, comme objet de leurs recherches, une seule et même espèce d'amidon: l'amidon de pomme de terre. Cette circonstance est pour nous en même temps un avantage. L'avantage consiste en ce que nous pouvons actuellement comparer directement entre eux les résultats de toutes ces recherches; celles-ci ont, d'autre part, le désavantage de ne nous donner qu'un aperçu unilatéral du problème de l'amidon.

Il entrait précisément dans le plan de cette étude d'utiliser plusieurs espèces d'amidon; des raisons pratiques nous obligeaient, d'autre part, à en limiter le nombre, et de faire conséquemment un choix parmi elles.

Quiconque consultera les données que nous possédons actuellement sur la digestibilité des grains d'amidon cru par l'amylase — et que nous avons énumérées dans notre introduction — remarquera qu'il existe un rapport, peut-être fortuit, entre la digestibilité et la présence de couches parallèles nettement marquées. Nous avons estimé, pour notre part, qu'il y avait intérêt, en choisissant les diverses espèces d'amidon à étudier, de tenir compte de cette remarque; on pouvait espérer arriver, de cette manière, à se faire une idée plus claire de la nature et de la raison d'être de cette structure en couches concentriques, au sujet de laquelle on a tant écrit, et que l'on connaît si imparfaitement.

Les mémoires étendus de Nägeli et de Reichert — ce dernier illustré de centaines de microphotographies — s'occupent, entre autres sujets, de la morphologie des grains, et furent pour nous des guides utiles dans la recherche des objets les plus convenables.

Parmi les genres végétaux dont l'amidon présente cette structure stratifiée d'une façon très nette, il faut remarquer surtout *Diefenbachia*, *Lachenalia*, *Musa*, *Hedychium*, *Canna*, *Gloxinia*, *Phaius* et *Solanum tuberosum*. Aucun de ces amidons n'est plus joliment stratifié que celui des *Canna*, qui est, de plus, très facile à trouver; c'est pourquoi nous l'avons choisi, avec l'amidon de la pomme de terre, comme type de ce groupe.

A côté de ces amidons, il en est beaucoup d'autres espèces chez lesquelles les couches parallèles des grains sont à peine visibles. Parmi les plus connus, citons l'amidon de froment, de seigle, d'orge, de châtaigne, de chêne, de tulipe, d'*Ipomoea*, de *Krameria*, d'*Althaea* et celui de *Symphytum tuberosum*. Comme types de ce groupe, nous avons choisi l'amidon du froment et celui de la tulipe, qui, dans les circonstances actuelles, nous étaient le plus facilement accessibles.

Nous avons préparé nous même l'amidon que nous voulions examiner, en partant des organes végétaux, soigneusement nettoyés préalablement. Comme l'amidon absorbe avidement les sels, et que ceux-ci influent ensuite sur les propriétés de l'amidon,

qu'ils modifient, il fallait éviter d'employer l'eau de la canalisation. Il importait également de faire en sorte que, pendant la trituration des organes souterrains, le suc cellulaire qui s'en écoule ait le moins d'occasion possible d'agir sur l'amidon; nous y avons paré en exécutant le râpage de ces organes en présence d'une grande quantité d'eau distillée; celle-ci était renouvelée constamment. Un tamisage débarrassait l'amidon des restes des parois cellulaires, après quoi nous le faisions encore passer, par frottement, à travers des linges préalablement bouillis dans l'eau distillée; puis il était, enfin, purifié une dernière fois par décantation.

L'amidon de froment subissait les mêmes préparations; nous l'obtenions par mouture de froment soigneusement trié et séparation du son par tamisage; nous le pétrissions ensuite, en présence d'eau, afin de réunir tout le gluten en un bloc; la pâte ainsi obtenue, enfermée dans un linge fin, était soumise à un battage et retravaillée à nouveau, plus doucement, dans un courant d'eau distillée, jusqu'à séparation à peu près complète du gluten et de l'amidon. Une décantation assurait, finalement, la purification complète de notre amidon.

L'amidon humide fut séché à l'air, sous l'influence d'une chaleur très douce, puis conservé à l'air sec.

§ 5. Degré de dispersité des éléments extraits par l'eau froide.

L'amidon fut frotté en présence d'eau froide, ainsi que nous l'avons exposé plus haut. Le liquide trouble fut alors additionné d'eau, jusqu'à ce que la concentration, rapportée au poids sec de la substance primitive, représentât 5 pourcent du total. Au sein de ce liquide, il se forme assez rapidement un dépôt composé des fragments de grains de la pellicule externe et des lamelles, ainsi que des grains endommagés, présentant des déchirures, et dont à cause de celà le contenu à été entrainé.

Au dessus de ce précipité, on observe un liquide opaque, d'un

blanc laiteux, qui visiblement, forme avec les matières en suspension une solution colloïdale; ni la centrifugation énergique, ni la filtration par le papier à filtrer ne modifient cet aspect, qui rappelle celui d'une solution d'amidon rétrogradée. La concentration d'une certaine solution d'amidon de tulipe de ce genre, traitée comme il vient d'être dit, centrifugée et filtrée se chiffrait par 1,04 pourcent.

Cette solution, dans les divers cas étudiés par nous, fut versée sur les ultrafiltres de collodion. La quantité de matière contenue dans l'ultrafiltrat, fut déterminée par évaporation de 10 centim. cub., dessiccation jusqu'à poids constant, et pesée du résidu.

Espèce d'amidon	Teneur en amylose des solutions filtrées sur membranes de collodion
Amidon de pomme de terre	0,07 pour cent
„ canna	0,21 „ „
„ tulipe	0,30 „ „
„ froment	0,50 „ „

Ces résultats furent confirmés à plusieurs reprises: la concentration, à part quelques très légères déviations, a toujours oscillé autour de ces moyennes.

On peut déduire de ces chiffres que cette conclusion tirée par Fouard est certainement erronée: „L'amidon naturel est totalement insoluble dans l'eau, l'action croissante de la chaleur l'hydrolyse lentement et son faible coefficient de solubilité est dû alors à une trace d'amidon hydrolysé qui ne préexistait pas dans l'amidon naturel"[1]. Fouard indique, à un autre endroit, la grandeur de ce coefficient de faible solubilité des solutions d'amidon surchauffées (à 120°), et affirme que ce chiffre s'élève à 0,04 pour cent. S'il n'a pas observé la solubilité plus grande de l'amidon de pomme de terre trituré à froid, c'est probablement parce que la trituration était imparfaite.

Chacun aura remarqué sans doute, que la série représentée plus haut, dans laquelle les amidons sont classés dans l'ordre des

[1] Fouard. Recherche sur l'état colloïdal de l'amidon . . . . . p. 38.

grandeurs croissantes de la phase fortement disperse, est absolument identique à la classification que l'on pourrait faire en les disposant dans l'ordre des valeurs croissantes de la digestibilité par les amylases; il y a même, entre les différents coefficients un rapport déterminé, de sorte que l'on peut dire p. ex. que l'amidon de froment, qui contient 10 fois plus de matière susceptible de traverser l'ultrafiltre que celui de la pomme de terre, est décomposé environ 10 fois plus vite par les ferments amylolytiques. Il serait prématuré, néanmoins, de vouloir attribuer à ce seul facteur les différences qui se manifestent entres les divers amidons, au point de vue de l'action exercée par les amylases sur les grains d'amidon crus. Ce facteur a cependant son importance: c'est ce que montreront les observations suivantes.

Nous avons procédé à la comparaison de deux solutions d'amidon de froment; la première avait filtré au travers de la membrane de collodion et était diluée, après l'analyse, jusqu'à une teneur de 0,3 pour cent; l'autre solution, du même amidon et à la même concentration, avait été préparée par ébullition. Des quantités identiques des deux solutions furent mélangées, à 15°, avec des quantités, exactement mesurées à la pipette, d'une solution très diluée d'amylase; la nature des réactions qui s'étaient produites fut alors déterminée au moyen de la réaction à l'iode.

La première des deux solutions (l'ultra-filtrat) donna, après 12 minutes, la réaction de l'érythrodextrine pure, et après 15 minutes la coloration brune, peu visible, qui caractérise l'achrodextrine. Quant à la solution préparée à chaud, elle donna, après 35 minutes, seulement une légère coloration violette, dont l'intensité n'avait pas encore diminué après 20 minutes. Nous avons estimé qu'il n'était pas utile de prolonger plus longtemps l'observation, les résultats obtenus étant suffisamment démonstratifs, surtout si l'on veut considérer que l'activité de la faible solution du ferment peut très bien avoir diminué pendant ce laps de temps; c'est ce que nous ne pouvons savoir exactement.

Il est probable, en tout état de cause, que les composants à

grande dispersité sont décomposés avec une rapidité certainement 75 fois plus grande que les autres.

On doit admettre que l'amidon du froment contient au moins 10 pourcent d'une substance de grande dispersité et rapidement digestible; on ne peut néanmoins baser sur ce seul fait une explication des différences importantes qui existent entre la digestibilité des divers amidons; une objection se présenterait, en effet, immédiatement: c'est qu'il n'y a plus trace de ces différences, quand on examine les solutions préparées à chaud. A plusieurs reprises des savants ont cherché à établir l'existence de ces différences guidés par des considérations médicales. Si elles existent vraiment, elles doivent être bien peu importantes[1]), et n'ont rien de commun avec celles dont nous venons de parler; dans les recherches comparatives, on a observé précisément que ce sont les solutions d'amidon de pomme de terre qui sont le plus facilement attaquables, un peu plus faiblement même que celles de l'amidon de froment. On peut attribuer cette uniformité à la disparition de la pellicule externe, qui éclate lors de la „gélification", ou du moins devient poreuse à la suite de la grande augmentation de volume que subissent les grains; dans tous les cas, et pour tous les amidons, le ferment se trouvait, dès lors, toujours en présence de la β-amylose, partout identique. Comme il résulte, cependant, de ce qui précède, que l'amylose est de nature différente dans les divers amidons, il était très intéressant de rechercher sous quelles formes elle se présente dans les empois.

---

§ 6. Recherche de la dispersité des solutions d'amidon bouillies.

Nous avons préparé nos solutions de la manière suivante: 1 gramme d'amidon fut délayé dans quelques centim. cubes d'eau distillée, et ce mélange versé ensuite dans 80 cent. cub. d'eau

[1]) Pauletig. Zeitschr. f. physiol. Chem., 1917, C, 74. — Le lecteur trouvera dans Reichert (l. c.) un exposé de la bibliographie ancienne, qui est très considérable.

distillée bouillante; on ajoute de nouveau de l'eau et on fait bouillir encore une fois; après refroidissement, on additionne d'eau distillée jusqu'à parfaire 100 centim. cub.

La différence de nature de l'enveloppe externe et des lamelles, qui existent entre les divers amidons, apparaît très nettement à la suite de cette opération. L'amidon de tulipe donne une solution absolument homogène, à peine opalescente, tandis que pour l'amidon de froment la solution, tout en étant encore homogène, constitue un liquide laiteux et opalescent. Les portions les plus résistantes des grains ont donc encore le pouvoir de disperger au sein du liquide, quand on fait bouillir celui-ci, mais à un degré moindre; les molates restent plus volumineux et possèdent un pouvoir d'hydratation moindre.

Chez Canna comme chez la pomme de terre, la pellicule externe est plus stable. Après l'ébullition on peut retrouver dans le liquide les grains, qui ont gonflé énormément; Beyerinck a observé que le diamètre des grains a augmenté à peu près dans la proportion de 1 à 3,5. Ces données permettent de calculer que, dans une solution à 1 %, les grains arrivent exactement à se toucher. Il est probable que dans ces conditions les utricules retiennent, par capillarité, l'eau qui les baigne; c'est tout au moins un fait d'observation que la solution d'amidon de pomme de terre à 1 % abandonne très peu d'eau à l'ultrafiltre et que la solution à 2 % n'en laisse plus échapper une goutte, même après un repos de plusieurs jours. Pour ces raisons, nous avons procédé, pour ces amidons, à la transformation en empois, en les chauffant dans une capsule placée au bain-marie, en présence d'un volume d'eau décuple; la masse résistante fut ensuite broyée pendant quelque temps dans la capsule; on l'amène, enfin, par addition d'eau bouillante, au volume requis. Ce traitement montre bien qu'au sein de l'eau bouillante les utricules doivent se trouver dans un état instable. Après la trituration, on n'en découvre plus, en effet, aucune trace; ils sont manifestement "dispergés" dans le liquide: celui-ci est, désormais, aussi transparent qu'une solution d'amidon de tulipe. Les

solutions furent ensuite filtrées sur les ultrafiltres de collodion.

Solution d'amidon préparée à chaud; 1 : 100	Teneur en amylose des solutions filtrées sur les membranes de collodion
Amidon de pomme de terre	0,04 pour cent
,, ,, Canna	0,04 ,, ,,
,, ,, tulipe	0,06 ,, ,,
,, ,, froment	0,04 ,, ,,

Les chiffres qui figurent dans ce tableau constituent des moyennes résultant de plusieurs analyses. Le coefficient correspondant au froment, par exemple, qui diffère tant du coefficient de solubilité de l'amidon trituré à froid, est le résultat moyen de 5 analyses, effectuées à des moments différents, au moyen de filtres renouvelés à chaque fois; les autres exemplaires de ces filtres, préparés en même temps, laissaient passer des quantités relativement fortes des extraits d'amidon triturés à froid, en donnant, chaque fois, des résultats qui oscillaient entre 0,03 et 0,05%.

On voit donc que les micelles, qui étaient capables à froid de traverser les ultrafiltres, ont perdu, après ébullition, le pouvoir de passer au travers des membranes de collodion. Les raisons de cette modification peuvent être recherchées soit dans une flocculation soit dans une augmentation de volume des molates, provoquée par une hydratation plus forte; une chose est certaine, nous le constaterons plus loin, c'est que la cause de ces phénomènes est de nature complexe.

Les observations qui précèdent ont dans tous les cas établi ce fait, que l'ébullition fait subir à l'amidon une modification, qui le prive de ses composants les plus «disperses» et capables de traverser les ultrafiltres. Il est permis de voir dans cette modification la cause de la façon de réagir des solutions d'amidon à l'égard des enzymes diastasiques, dont nous avons donné plus haut des exemples.

§ 7. Influence de la gélification sur le degré de «dispersité».

De ce qui a été exposé au paragraphe précédent il ressort que l'on doit ajouter, aux variations qui accompagnent la gélification de l'amidon, ce phénomène nouveau: la modification qu'éprouvent, sous l'action de la chaleur, les composants de forte dispersité. Il semble tout naturel d'admettre que l'amylose subit, dans ces conditions, une diminution de son degré de dispersité, analogue à celle que présentent d'autres solutions colloïdales quand on les chauffe. Ainsi l'iode, dont la dispersité est relativement élevée à froid, voit sa dispersité diminuer si on le chauffe; on peut s'en rendre compte en soumettant à l'action de la chaleur une solution d'iodo-érythrodextrine: de rouge, la coloration passe au bleu; la même chose a lieu pour une solution d'amylose colorée en rouge par addition d'iode et d'un surplus d'iodure de potassium.

Dans tous ces cas, on voit la couleur primitive, partant le degré de dispersité du début, réapparaître rapidement par le refroidissement. De toutes les expériences de filtration que nous avons mentionnées — qui ont été effectuées toujours assez longtemps après le refroidissement et qui s'étendent sur une période de temps assez longue — il résulte que l'amylose ne se comporte pas de la même manière. Cependant, même dans le cas de l'amylose, la réaction est réversible, quoique très lente; les chiffres qui suivent le montrent.

Après avoir examiné des peudosolutions, préalablement soumises à l'ébullition, de ces amidons qui contiennent une grande proportion de substances capables de traverser l'ultrafiltre, nous les stérilisons, puis nous les abandonnons à elles même dans l'obscurité; 50 jours plus tard nous les rééxaminons et nous trouvons les résultats suivants

	Quantité d'amylose dans l'ultrafiltrat	
	24 h. après préparation	50 jours après
Amidon de froment	0,04%	0,4%
„ „ tulipe	0,06%	0,3%

Des phénomènes réversibles, qui se présentent au cours de la gélification de l'amidon, ont été décrits par Katz, dans ses études quantitatives sur l'imbibition; celles-ci l'amenèrent à conclure que la gélification est un phénomène réversible, régi par la loi chimique dite action de masse, et basée sur un commencement d'hydrolyse[1]. On peut se demander si cette hydrolyse peut être considérée comme la cause du phénomène qui nous occupe. Par la nature même des choses, l'hydrolyse doit en effet amener une diminution de volume des molécules, — ce qui n'exclut nullement, d'ailleurs, un agrandissement des molates. Notre réponse sera négative, car, nous le verrons plus loin, les substances qui peuvent traverser l'ultrafiltre n'interviennent en aucune manière dans le phénomène de la gélification proprement dite.

Pour démontrer cette proposition nous avons agité de l'amidon de froment pendant quelques heures avec 8 fois son volume d'eau, dans un thermostat réglé à 65°. Cette température marque, pour l'amidon en question, le début de ce que l'on appelle la seconde gélification: l'amidon devient translucide, sans que la courbe d'imbibition modifie sa direction. La brisure de la courbe est située, pour cet amidon, à 57,05 et correspond à la première gélification. A la fin de l'opération, l'amidon avait fortement gonflé et avait un aspect vitreux; les parois sont, de plus, devenues perméables pour l'amylose. Les températures plus élevées ne modifient en rien la nature des phénomènes. L'amidon continue simplement à gonfler un peu plus, mais très régulièrement, et les grains se désagrègent peu à peu. Après refroidissement le liquide fut allongé jusqu'à concentration de 5%, et la solution d'amylose ainsi obtenue examinée au point de vue de sa dispersité.

La proportion d'ultrafiltrat s'élevait à 0,3%. Remarquons que la concentration de la solution d'amylose, grâce à la diffusion,

[1] Katz. Is de verstijfseling een evenwichtsproces dat door de massawerkingswet beheerscht wordt? Versl. Kon. Akad. v. Wet. Afd. Wis- en Natuurkunde. 1915, XXIII, 1150.

doit s'égaliser de part et d'autre de la membrane; or, il s'agit là d'un processus qui exige un temps assez long pour s'effectuer; il s'ensuit que la modification provoquée par l'ébullition, et dont nous parlions plus haut, n'a pas encore eu le temps de se produire, au moment où la gélification est déjà un fait accompli.

Il est certain, d'autre part, que la perte de la capacité à traverser le filtre que provoque l'ébullition, n'est pas un phénomène qui soit comparable — à tous les points de vue — avec les exemples mentionnés plus haut; on peut le démontrer en faisant bouillir une solution d'amylose obtenue par ultrafiltration et en la soumettant ensuite à une seconde ultrafiltration; on constate alors que la concentration a très peu diminué. Nous avons fait bouillir — pendant aussi longtemps que nous l'avions fait pour les solutions d'amidon de froment du § 6 — une solution d'amylose de froment à 0,4%, obtenue par filtration au travers des membranes de collodion. Si la concentration de la solution était, dans ce dernier cas, de 0,04%, celle de la solution d'amylose de dispersité très élevée correspondait, après ébullition, à 0,3%.

Ce fait est difficile à expliquer. Ou pouvait supposer que, dans les solutions qui n'avaient pas filtré à travers le collodion, le calcium exerce une influence sur la variation de la grandeur des molates d'amylose (voy. Chap. III); c'est pourquoi nous avons fait bouillir, en présence de faibles quantités d'hydroxyde calcique, des solutions d'amylose de froment de dispersité élevée, et de concentration égale à 0,3%; nous les avons ensuite filtrées de nouveau sur l'ultrafiltre. Nous avions ajouté à 15 centim. cub. de l'ultrafiltrat, respectivement 0,1 c. c. et 0,5 c. c. d'une solution $^1/_{20}$ normale de $Ca(OH)_2$. Dans les deux cas la concentration de l'ultrafiltrat, après ébullition, s'éleva à 0,25%; il n'est donc pas probable que les ions de Ca puissent jouer un rôle prépondérant dans ces phénomènes.

Nous nous sommes demandé enfin, si, à côté des réactions chimico-colloïdales il n'y avait pas place pour des processus chimiques proprement dits; sous l'action de la chaleur, l'amylose «disperse» ne pourrait-elle pas, par exemple, former des éthers,

en se combinant avec les acides amylophosphoriques non neutralisés? Pour vérifier l'exactitude de cette hypothèse, nous avons fait bouillir une solution à 0,3 % d'amylose de dispersité élevée, avec la quantité voulue, calculée d'avance, de KH_2PO_4. La concentration de l'ultrafiltrat ainsi obtenu ne différait que de façon insignifiante de la concentration du début; il faut donc conclure que, ou bien il ne se forme pas d'éthers de ce genre, ou bien que ceux-ci n'exercent aucune influence sur la filtrabilité par l'ultrafiltre; le facteur que nous avions envisagé tombe donc, pour autant, toutefois, que l'éther mixte de potassium soit identique avec l'éther neutre formé par l'amylose.

Les pages qui précèdent auront montré, dans tous les cas, que la recherche d'une explication plausible de la variation de la dispersité sous l'influence de l'ébullition n'est pas un problème si simple. Peut-être des phénomènes d'adsorption interviennent-ils; mais leur rôle ne pourrait être que d'ordre exclusivement mécanique et ils devraient présenter un coefficient calorique élevé.

---

§ 8. Conclusion.

Les expériences relatées dans les pages précédentes montrent que, contrairement à ce que l'on croyait jusqu'à présent, le plastide vivant est capable de secréter de l'amidon possédant un degré de dispersité tel que ses solutions peuvent traverser des membranes à pores très étroits, telles que les membranes de collodion. Remarquons toutefois que l'on n'est pas encore fixé définitivement sur le point de savoir si le plastide en question forme toujours un tel amidon, et ne produit jamais quelque amidon moins disperse; cet amidon, soumis plus tard à des influences secondaires, prendrait ultérieurement la forme sous laquelle nous avons appris à le connaître comme amidon de pomme de terre par exemple; cette transformation peut d'ailleurs, dans les différents cas, s'effectuer d'une façon plus ou moins complète; il se pourrait aussi que le plastide reproduise chaque fois, de

nouveau, des substances dont les molécules — ou les molates — présententent des dimensions différentes.

Il semble bien que soit cette propriété, soit la grandeur de la transformation dont il vient d'être question, sont liées à une structure stratifiée plus ou moins nette. Cette règle n'est, toutefois, pas rigoureuse; l'amidon de Canna, par example, chez lequel, en règle générale, les couches concentriques sont plus nettement indiquées que chez la pomme de terre, contient indubitablement une proportion plus forte de composants capables de traverser l'ultrafiltre. On peut toutefois se rendre compte, au cours de l'attaque des grains crus par des ferments en solution, que cette structure par couches concentriques exerce une influence réelle sur la marche des phénomènes: on voit alors que les lamelles sont corrodées, suivant les lignes de séparation des anneaux, par fragments successifs; on peut observer même parfois que quelques-unes d'entr'elles, qui présentent probablement un degré de dispersité moins élevé, restent provisoirement intactes. Pour pouvoir expliquer ces faits, ainsi que la nature de la lamellation, il faudra nécessairement étudier d'abord les facteurs qui, dans les grains d'amidon naturel, pourraient éventuellement amener une modification du degré de dispersité de la substance très disperse de l'amidon, au moment où elle se dépose.

Quoi qu'il en soit, la proportion des composants de dispersité élevée est un facteur important de la résistance plus au moins grande que les grains d'amidon crus opposent aux ferments diastasiques; il est établi, en tous cas, que la vitesse de l'attaque par les ferments est proportionnelle à la teneur en éléments de dispersité élevée. Des solutions d'amidon, préparées à chaud, dont la vitesse de réaction est restée à peu près la même, ne contiennent plus ces substances de dispersité élevée. La transformation qu'elles ont subie est réversible, quoique la vitesse de réaction soit très faible. La présence des autres éléments constitutifs de l'amidon est, manifestement, nécessaire à ce point de vue. La raison de ces particularités est encore obscure.

CHAPITRE II.

La lamellation.

§ 1. La lamellation.

Les renseignements précis les plus anciens concernant la lamellation des grains d'amidon sont dus à Nägeli. C'est dans son grand ouvrage qu'il donna la description de cette structure remarquable, qu'aujourd'hui encore on peut considérer comme inexpliquée; ses observations en ce domaine l'amenèrent à formuler sa théorie de l'accroissement des grains d'amidon par intussusception, si souvent combattue, et avec tant de raison. Nägeli s'est attaché plutôt, il est vrai, à la morphologie et au développement des couches qu'à leur nature interne; cependant, certaines de ses observations ont encore aujourdhui leur intérêt au point de vue de nos recherches. Quant à la composition des couches, il se figurait que la différence qui existe d'une couche à l'autre, au point de vue de l'indice de réfraction — c'est ce qui les rend visibles — doit être attribuée à une teneur en eau différente; il ne chercha pas d'ailleurs à découvrir les causes de cette dernière différence. Meyer se plaça, plus tard, au même point de vue, lorsqu'il considéra les grains d'amidon comme des sphérocristaux; il exprima l'opinion que la densité plus ou moins grande des diverses couches est en corrélation avec le degré de développement des sphérites; ce serait le volume et l'épaisseur de ceux-ci, de même que leur abondance relative, qui détermineraient la densité et l'indice de réfraction des différentes couches. On savait déjà, à cette époque, que les couches viennent s'accoler par apposition aux grains en voie de

croissance, par l'activité fonctionnelle des leucoplastes; Meyer fut tout naturellement amené à attribuer les variations de densité de ces cristallisations successives à la composition variable des eaux-mères au sein desquelles elles se produisaient, et cette composition elle-même serait sous la dépendance de l'intensité de l'activité du plastide, sujette à des variations continuelles, et cette intermittence, finalement, dépendrait à son tour de l'apport de matériaux dont le rhythme est déterminé par l'importance relative de l'assimilation et de la respiration.

Réservons la question de la probabilité plus ou moins grande de la nature cristalline de l'amidon; nous n'en avons pas besoin pour expliquer les phénomènes de polarisation; même sur les autres points, l'interprétation donnée par Meyer a été fort discutée en ces derniers temps.

Küster[1] démontre que les couches apparaissent même lorsque les grains d'amidon s'accroissent dans des conditions telles que l'on peut considérer que l'apport de sucre et l'utilisation de celui-ci sont restés constants, pendant toute la durée de l'expérience. Ses essais ont été exécutés sur des points végétatifs de pousses de pomme de terre ne contenant pas d'amidon; celles-ci se nourrissaient aux dépens de solutions de sucre et étaient placées à l'obscurité et à température constante. Les résultats obtenus furent identiques à ceux qu'avaient enrégistrés Salter[2] et Fischer[3] à la suite d'expériences analogues. Le premier de ces deux auteurs avait utilisé de jeunes feuilles de Pellionia, qu'il avait fait jeûner préalablement, et qu'il nourrissait, à l'obscurité, au moyen de sucre. Les expériences de Fischer comportaient, au contraire, un éclairage continu. Ces dernières expériences sont moins démonstratives; les preuves qu'elles apportent ressortent moins nettement, parce que le matériel utilisé est plus compliqué. Les expériences de Küster ne

---

[1] Ber. D. D. botan. Ges.; 1914; XXXI, 339.

[2] l. c.

[3] Beih. z. botan. Centralbl.; 1902, XII, 227.

laissent pas apercevoir la moindre trace des effets produits par l'alternance du jour et de la nuit; il a montré, au surplus, que les grains d'amidon très jeunes possèdent, en règle générale, un nombre de couches plus grand que le nombre de jours qui se sont écoulés depuis leur croissance.

Küster émet l'opinion que l'on a affaire, dans le cas qui nous occupe, à un exemple de «rhythme interne», comparable à ces phénomènes où l'on constate la formation de zones au sein de milieux colloïdaux ou cristallisés, et qui portent le nom d'anneaux de Liesegang. Remarquons que cette opinion ne brille pas d'ailleurs par un excès de lucidité. Küster entend-il par là que le suc cellulaire environnant, soit par le moyen des électrolytes qu'il contient, soit de quelqu'autre manière, provoquerait des modifications chimiques, ou des transformations intéressant la structure colloïdale, lesquelles se manifesteraient alors par la formation de zônes? Ou bien prétend-il dire que les phénomènes rhythmiques observés seraient, au contraire, le résultat des influences exercées par des combinaisons intermédiaires, qui se formeraient et se redécomposeraient constamment? Ou bien encore, suppose-t-il que c'est cette force mystérieuse, inhérente à la matière vivante qui est en jeu ici, cette force qui donne également lieu à des phénomènes rhythmiques au sein de l'organisme animal?

J'estime qu'au point de vue des questions que nous traitons actuellement, la remarque suivante faite par Nägeli[1] est intéressante à noter; la formation de nouvelles couches ne se ferait pas extérieurement, par apposition, mais bien plutôt à la suite d'un processus interne; on peut même donner des preuves directes à l'appui de cette opinion. Beaucoup de grains d'amidon, qui ont atteint déjà une dimension notable, nous apparaissent encore sous un aspect absolument homogène; ce n'est que plus tard que leur contenu se dispose par couches. Les cellules des jeunes écailles du rhizôme de *Dentaria digitata Lam.* contiennent

[1] l. c., p. 221.

des grains d'amidon, mesurant jusqu'à 16 μ de diamètre, et dont l'aspect est cependant encore homogène; ultérieurement apparaissent, au cours de leur croissance, un hile et une stratification bien reconnaissables; les couches situées vers le centre ont, à ce moment, des dimensions beaucoup plus petites que le grain primitif, avant qu'il ne fût stratifié. Nägeli fait encore les mêmes constatations sur les grains d'amidon des spores non mûres de Chara et d'autres plantes.

Nous avons eu, nous même, l'occasion de faire des observations analogues sur les stolons de la pomme de terre; dans ces organes, on rencontre les grains d'amidon à tous les stades de croissance, depuis des points à peine perceptibles jusqu'à de petits grains, bien formés, et présentant des couches très nettes. Ajoutons, néanmoins, que les grains d'amidon agissant comme autant de petites lentilles qui condensent fortement la lumière, il est très difficile d'observer convenablement les petits détails; cet inconvénient s'atténue beaucoup, d'ailleurs, au fur et à mesure que les grains s'accroissent, et que les surfaces réfringentes de ceux-ci s'aplatissent de plus en plus; il s'ensuit qu'il pourrait fort bien se faire que certains détails ne deviendraient observables que sur des grains déjà relativement gros, alors qu'ils existaient déjà lorsque les grains étaient encore petits.

Les considérations que nous avons développées ci-dessus nous permettent de conclure que la structure lamellaire de l'amidon est la conséquence de causes si profondes, que cette structure se développe même lorsqu'on s'efforce de maintenir les grains dans les conditions les plus constantes possible pendant leur croissance; ou inversément, on pourrait tout aussi bien s'imaginer que cette structure dépend au contraire de causes superficielles, d'ordre exclusivement physique, qui n'ont absolument aucun rapport avec la vie de la cellule. Quoi qu'il en soit, ces expériences ne nous autorisent pas à choisir entre ces deux possibilités; elles ne nous expliquent nullement, non plus, quelles sont les différences dans la nature ou dans la composition des couches qui les rendent visibles pour nous; et ce sont précisément ces

différences qu'il serait intéressant de connaître au point de vue de nos études.

On n'a jamais, jusqu'à présent, résolu la question de savoir quel rôle il faut attribuer au plastide dans la formation de l'amidon et la décomposition de ce produit, qui suit invariablement. Il est admis, assez généralement, que l'une des fonctions du plastide est de sécréter les enzymes dissolvants; cette opinion est basée sur ce fait d'observation que les grains d'amidon qui sont utilisés par la plante et qui disparaissent peu à peu sous l'action des ferments amylolytiques, paraissent toujours entamés le plus profondément au point précis où ils sont en contact avec le corps principal du plastide. On ne sait pas encore, avec certitude, si l'on peut également attribuer à ces enzymes la synthèse de l'amidon. On connaît, toutefois, certaines particularités qui plaident en faveur de l'existence d'un équilibre de concentration, qui s'établirait entre l'amidon et le glucose; cet équilibre pourrait se modifier sous l'action du ferment, qui aurait le pouvoir d'accélérer les réactions, suivant le cas, dans l'un ou dans l'autre sens; cette accélération se trouverait sous la dépendance des facteurs extérieurs, tels que la température, la réaction du milieu, etc. Nous serions cependant plus tenté de croire à une sorte de désintégration du plasma: c'est à dire que le plastide se reproduirait constamment en tant que matière vivante et, en même temps, se décomposerait régulièrement sous l'influence de circonstances déterminées; l'amidon constituerait l'un des produits de cette décomposition; étant stable, il s'accumule et est mis en réserve.

Certaines observations faites par Timberlake[1] semblent nous indiquer cette voie. Cet auteur a constaté que les pyrénoïdes de l'Hydrodiction, qui dans cette algue d'eau douce jouent le rôle de leucoplastes, se différentient très nettement; au moment de produire l'amidon une partie des pyrénoïdes devient trouble et se transforme en amidon. Or les pyrénoïdes sont considérés,

[1] Timberlake. Ann. of botany, 1901, XV, 619.

comme on sait, comme des chromatophores; il semble donc que nous assisterions, dans ce cas, à un passage direct de la substance plasmatique à l'hydrate de carbone.

Si l'on admet que cette transition est possible, il est clair que les expériences de Küster ne peuvent avoir l'importance que cet auteur leur attribue: car nous aurions affaire, dans ce cas, à tout un ensemble, excessivement compliqué, de réactions chimiques, qu'il nous est impossible de dominer assez parfaitement; à plus forte raison, nous ne pourrions décider si les conditions sont telles, à un moment donné, que les réactions ont pu se développer de façon absolument régulière et fournir, conséquemment, des produits absolument constants.

A vrai dire, le même inconvénient existe pour le cas, plus simple, des actions fermentatives réversibles; ici aussi des irrégularités peuvent se produire, p. ex. à la suite de différences qui se manifestent entre la vitesse de diffusion et la vitesse de réaction, irrégularités que nous ne pouvons ni prévoir ni diriger. Lorsque ces irrégularités ont pour effet d'arrêter temporairement la production d'amidon, les éléments constitutifs du suc cellulaire ambiant (électrolytes ou ferments) trouvent amplement l'occasion, pendant ce temps d'arrêt, d'agir sur le produit de la sécrétion; et ils peuvent le faire en le modifiant soit physiquement soit chimiquement, p. ex. par zymophosphatèse.

Admettons présentement, comme point de départ, que le plastide, s'il fonctionnait d'une façon absolument régulière, et si la substance qu'il produit n'était pas exposée à être modifiée par des influences secondaires, ce plastide produirait un grain d'amidon à aspect parfaitement homogène; celui-ci serait constitué, en tout ou en partie par la substance que nous avons appris à connaitre dans le chapitre premier de cette étude, facilement soluble et présentant un haut degré de dispersité. Limitons notre examen, tout d'abord, au rôle des électrolytes; nous pourrons ensuite soumettre à des recherches plus précises les résultats de cette action des électrolytes; nous nous efforcerons, dans ce but, de déterminer la quantité et la nature des com-

posants minéraux, contenus dans les différents amidons que nous voulons comparer l'un avec l'autre.

§ 2. Les électrolytes de l'amidon.

Les renseignements relatifs aux composants minéraux de l'amidon sont très clairsemés dans les ouvrages. Les chiffres donnant le pourcentage des cendres des diverses espèces d'amidon, que l'on trouve mentionnés dans les traités sur la chimie des denrées alimentaires, n'ont aucune valeur à notre point de vue: les analyses sont exécutées, en effet, sur des échantillons d'amidon du commerce, insuffisamment purifiés et modifiés, de plus, par l'action de l'eau de source.

Notre attention a été attirée avant tout sur l'acide phosphorique dont on a déterminé de façon précise, et à plusieurs reprises, le pourcentage pour les grains jeunes et pour les grains plus âgés, ainsi que pour ceux qui avaient subi, préalablement, divers traitements spéciaux; pour autant que nous sachions ces déterminations quantitatives n'avaient jamais porté que sur l'amidon de la pomme de terre. Il nous fallait donc, si nous voulions faire une étude comparative des quatre amidons en question, commencer par exécuter de nouveaux dosages.

La calcination fut toujours effectuée dans le creuset en platine, sur des quantités de 30—50 grammes. Pour doser l'acide phosphorique, nous ne chauffions pas jusqu'à cendres tout-à fait blanches, afin d'éviter des pertes; nous épuisions les cendres par l'eau chaude, puis par l'acide chlorhydrique étendu. L'acide phosphorique était, enfin, précipité de la solution, sous forme d'acide phosphomolybdique, et ce dernier déterminé par titrage d'après la méthode Pemberton-Hissink.

Le poids net des cendres est obtenu en soustrayant du poids total le poids déterminé pour l'acide silicique (silice)

Espèce d'amidon	Poids net des cendres %	Pourcentage de P_2O_5 d'les cendres	Pourcentage de P_2O_5 dans l'amidon
Amidon de pomme de terre	0,27	51,7	0,14
,, ,, Canna	0,24	58	0,14
,, ,, froment	0,16	50	0,08
,, ,, tulipe	0,05	52	0,026

Les cendres de l'amidon de la pomme de terre sont fusibles. $K_4P_2O_7$ contient 43,0% de P_2O_5, et KPO_3 en comporte 60,1%; il s'ensuit que les cendres contiendraient ces deux sels, par portions à peu près égales; on peut se représenter que ceux-ci correspondent à un mélange de KH_2PO_4 et de K_2HPO_4, ou à quelqu'autre combinaison de nature organique, composée d'une manière analogue. Le fer, le calcium et l'acide silicique (la silice) manquent.

Les cendres de l'amidon de froment ne sont pas fusibles. L'eau chaude n'en extrait, pour ainsi dire, aucune matière soluble; on peut constater, il est vrai, la présence de l'acide phosphorique dans la solution, mais en proportion trop minime pour être déterminée quantitativement.

L'acide phosphorique se dissout par le traitement à l'acide chlorhydrique dilué; il est combiné, presqu'en totalité, au calcium. On peut déceler également la présence d'une faible quantité d'acide silicique, dont une partie y existe à l'état amorphe; le reste provient du sable qui est resté adhérent. Lors de la moûture des grains de froment, nous nous sommes efforcé de conduire l'opération de telle sorte que les téguments, assez tenaces, restent, autant que possible, intacts; il n'est pas impossible que, malgré nos précautions, une petite partie de ceux-ci aient été réduits, quand même, en fragments aussi ténus que les grains d'amidon, de sorte qu'ils n'ont pu être enlevés par le lavage ultérieur. L'amidon contient, de plus, des traces de fer.

La quantité de cendres fournie par l'amidon de tulipe est très faible: la proportion totale ne s'élevait qu'à 0,11 %. La différence entre ce chiffre et celui du tableau de la page 39, est imputable à une petite quantité de sable extrêmement fin, cristallisé et parfaitement reconnaissable comme tel, que le lavage n'a pu séparer de l'amidon. Nous avons constaté la présence du potassium et du calcium, ainsi que de traces de fer. Dans les cendres de l'amidon de Canna, enfin, l'acide phosphorique apparaît, combiné au potassium et au calcium. C'est ce dernier métal qui occupe la place la plus importante parmi les cations. Les poids de P_2O_5 qui sont liés au potassium et au calcium sont dans le rapport de 1 à 3,7. On constate la présence de traces de fer. Les cendres contenaient en outre de l'acide silicique (de la silice), qui, sous le microscope, se présentait sous la forme de cristaux, très différents néanmoins de ceux de sable: c'étaient des sphérocristaux, ou des conglomérats de cristaux de forme sphérique, très complexes, et dont le volume était étonnament uniforme. Ces masses cristallines ne se dissolvaient que dans l'acide fluorhydrique, cette solution nous fournit, avec Na, la combinaison cristalline connue; il faut donc considérer ces cristaux comme identiques aux «corpuscules siliceux» découverts par d'autres auteurs chez les Palmiers, les Orchidacées et les Podostémonacées.

Dans l'hypothèse que la totalité de l'acide phosphorique des grains d'amidon est engagée dans des combinaisons organiques, on peut considérer que la quantité d'acide déterminée nous donne une mesure directe de la quantité d'amylopectine contenue dans les grains. D'après Biltz[1] le poids moléculaire de l'amidon qui se colore en bleu par l'iode peut aller de 22000 à 10000; Fouard, de son côté, est arrivé, par des déterminations du point de congélation de ses solutions «véritables» au chiffre de 10000. Ce dernier peut donc être considéré, avec certitude, comme le poids moléculaire minimum. Admettons, en outre, que l'amylose,

---

[1] W. Biltz. Zur Kenntnis des diastatischen Stärkeabbaues. Ber. d. D. Chem. Ges.; 1913; XLVI; 1532.

qui reste, possède un poids moléculaire identique chez tous les amidons; nous obtenons finalement, comme formule de l'amylopectine: $(C_6H_{10}O_5)_{62}PO_4H_2$. La proportion de P_2O_5 contenue dans cette substance correspond à 0,7%. En prenant ce chiffre comme base, la teneur en amylopectine des divers amidons examinés peut être représentee par les chiffres suivants:

Espèces d'amidon	Teneur en amylopectine
Amidon de pomme de terre	20%
,, ,, canna	20%
,, ,, froment	10%
,, ,, tulipe	3,7%

§ 3. Rôle de l'amylopectine.

Si l'on examine les chiffres donnés ci-dessus, on s'aperçoit qu'il y a bien, en réalité, un certain rapport entre une lamellation nettement indiquée et la teneur en amylopectine, sans qu'il puisse être question, cependant, d'un vrai rapport proportionnel. Remarquons par exemple, à ce point de vue, que l'amidon de la tulipe a une structure lamellaire plus nette que l'amidon du froment, et cependant le premier contient environ 3 fois moins d'amylopectine que le second.

D'autre part, l'amidon de pomme de terre et celui du Canna, qui présentent tous deux une lamellation si prononcée, se rapprochent aussi très fort l'un de l'autre quant à la teneur en amylopectine; tous deux contiennent, au surplus, une proportion d'amylopectine deux fois aussi forte que l'amidon de froment.

Par contre on aperçoit beaucoup moins bien un rapport entre la digestibilité des grains d'amidon crus et leur teneur en amylopectine. L'amidon de la tulipe et celui de Canna réagissent à peu près aussi rapidement l'un que l'autre en présence d'amylase: ils sont, au contraire, placés aux deux extrémités opposées du petit tableau ci-dessus. L'amidon du froment, qui, indubitablement, est attaqué beaucoup plus rapidement que l'ami-

don de la tulipe, contient une proportion d'amylopectine environ trois fois plus importante; l'amidon de la pomme de terre et celui de Canna ont un pourcentage identique d'amylopectine, mais sont attaqués par l'amylase avec des vitesses très différentes.

On peut conclure de ces observations que l'amylopectine est peut-être un des facteurs qui ont contribué à l'apparition de la structure lamellaire, mais qu'elle n'en constitue pas un facteur essentiel; et que la quantité d'amylopectine en présence ne semble exercer pour ainsi dire aucune influence sur la vitesse de l'attaque de l'amidon par la diastase.

Les différences que nous avons constatées dans la teneur en amylopectine, entre les divers amidons, ont cet avantage de nous donner l'occasion d'examiner d'un peu plus près une question, qui peut sembler oiseuse, et qui cependant mérite que nous en disions un mot à cette place: peut-on admettre, sans vérification, que l'amylopectine soit effectivement, comme son nom l'indique, le support des proprietés visqueuses des empois?

Nous avons dit plus haut que Maquenne avait admis l'existence de cette substance, pour expliquer la différence de viscosité qui existe entre les solutions d'amidon naturel et artificiel; cette interprétation est, sans doute, très séduisante, mais l'auteur n'en a, malheureusement, pas donné une démonstration rigoureuse. Les conclusions de Madme Gatin-Gruzewska ne sont pas, davantage, de nature à satisfaire le lecteur: elles sont trop vagues, et ne sont pas absolument d'accord avec les recherches et opinions de Maquenne. Lorsque Samec démontra la présence de l'acide amylophosphorique dans l'amidon, d'une façon plus rigoureuse qu'on ne l'avait fait avant lui, il se montra tout disposé, dès l'abord, à reconnaître cette combinaison comme identique à l'amylopectine hypothétique de Maquenne. Admettons que les considérations développées par Samec dans la «Partie théorique» de ses Etudes, soient réellement d'accord avec les faits observés, il n'en reste pas moins vrai que l'on y cherche en vain un examen un peu circonstancié de différentes questions

importantes: dans quelle mesure l'amylopectine est-elle le support exclusif des propriétés visqueuses? quel est le rapport qui existe entre la concentration de l'amylopectine et le degré de viscosité? existe-t-il d'autres facteurs accessoires, susceptibles de modifier ce rapport?

Puisque, comme il a été établi plus haut, les différents amidons contiennent des proportions d'amylopectine tellement différentes de l'un à l'autre, nous devons nous attendre à trouver la réponse à ces questions par la comparaison du degré de viscosité de leurs solutions.

Nous avons donc, dans ce but, préparé des solutions de ces amidons à 1 %. En opérant la dissolution, nous nous sommes astreint au début à ne maintenir la température d'ébullition que le moins longtemps possible: car nous ne savons pas, avec certitude, quels résultats donnerait une caléfaction plus longue ou une température plus élevée. Samec[1] admet que sous l'action de l'eau chaude l'acide phosphorique peut être éliminé, ce qui correspond à une destruction d'amylopectine; il déclare, d'autre part, qu'il a toujours préparé ses solutions (d'amidon de pomme de terre) en chauffant pendant 2 heures à 120° dans l'autoclave.

Après après chauffé, dans de petits ballons en verre d'Jéna, nous avons soumis les solutions à une centrifugation énergique, dans le but de séparer les pellicules ou les grumeaux qui auraient pu subsister dans le liquide.

Nous nous sommes servi, pour la détermination de la viscosité, de viscosimètres d'après Ostwald, ayant des vitesses d'écoulement, pour l'eau pure, de 42" et de 70". Pour effectuer certaines déterminations très précises, nous avons utilisé un appareil ayant une valeur de 3' pour l'eau. Toutes nos déterminations ont été exécutées en thermostat réglé à 20°. Dans les cas où les poids spécifiques des solutions diffèrent très peu l'un de l'autre ainsi que de celui de l'eau, nous avons négligé ce facteur et

---

[1] Samec. Studien über Pflanzenkolloide IV. Die Verschiebung des Phosphorgehaltes etc. Koll. chem. Beih. 1914, VI, 50.

calculé simplement la viscosité en la considérant comme le quotient des vitesses d'écoulement.

Nous nous sommes aperçu, au bout de très peu detemps, que parmi les conditions qui exercent une influence sur les résultats obtenus, il faut compter la manière dont la solution a été préparée. Nous avons constaté, par exemple, que lorsqu'on verse dans l'eau bouillante de l'amidon de froment, mélangé préalablement avec une petite quantité d'eau, on trouve un chiffre plus élevé pour la viscosité que si l'on opère d'abord le mélange d'amidon et d'eau, qu'on le chauffe ensuite, en l'agitant constamment, jusqu'à l'ébullition, et qu'on le laisse, enfin, bouillir encore pendant le même laps de temps que précédemment (5 minutes). Dans le premier cas, la dispersité des parties résistantes s'effectue plus complètement, probablement en raison du gonflement brusque des grains. On peut s'en rendre compte lorsqu'on opère la centrifugation dans de petits tubes (éprouvettes), placés l'un vis à vis de l'autre. Dans le premier cas, on observe qu'il se forme un précipité, d'ailleurs difficile à voir, qui occupe toute une moitié de l'éprouvette; dans le second cas, la «gélification» se fait lentement, mais il s'est formé, par contre, un dépôt beaucoup plus dense, qui s'est accumulé jusque dans la pointe du tube à essai, et sur une longueur de quelques centimètres. De plus la liqueur surnageante est un peu moins opalescente que dans la «gélification» à chaud. Aussi, nous nous sommes décidé à préparer, dès lors, toutes nos solutions d'après la première manière indiquée plus haut.

Nous avons pu juger de l'importance d'un autre facteur encore: la durée de l'ébullition. Par la différence des résultats observés, obtenus pour des déterminations effectuées en double, nous avons constaté que les réactions qui provoquent la transformation de l'amidon en empois (la «gélification» de l'amidon) et qui déterminent le degré de viscosité, ne sont pas terminées encore au bout de 5 minutes d'ébullition: pour obtenir le chiffre maximum, il faut chauffer beaucoup plus longtemps. Le lecteur pourra s'en rendre compte par l'inspection du tableau ci-dessous:

Durée de l'ébullition	Amidon de froment		Amidon de tulipe	
$^1/_2$ heure	$\eta = 3.0$	3.1	$\eta = 2.8$	4.1
1 ,,	2.6		2.9	2.9
$1^1/_2$,,	3.3	3.3	3.4	
3 ,,	3.2		3.3	
$4^1/_2$,,	2.8		—	

On voit donc que la viscosité a une tendance à diminuer d'abord, puis à augmenter pour redescendre encore, et cette fois définitivement, si l'on continue à chauffer. Ce fait est encore plus net pour des périodes d'ébullition plus courtes, de 5 minutes par exemple. Dans ces conditions, l'amidon de la tulipe fournit des chiffres tels que 4.0 et 5.1. Ces valeurs élevées s'observent parfois encore après une $^1/_2$ heure d'ébullition, comme on peut le constater par le tableau ci-dessus. Il faut probablement attribuer ces coefficients élevés du début à cette circonstance qu'à ce moment toutes les membranes n'ont pas encore cédé ou ne se sont du moins pas toutes dissoutes, de sorte que le passage à travers le tube capillaire est difficile. Quant au deuxième abaissement du degré de viscosité, il pourrait militer en faveur de l'opinion émise par Samec et d'après laquelle, lorsqu'on chauffe en présence d'eau, une partie de l'acide phosphorique se séparerait; on pourrait cependant l'expliquer tout aussi bien en supposant que des transformations internes s'accomplissent dans les molécules de l'amylose, qui s'accompagneraient de modification des caractères externes: on peut se figurer p. ex. qu'il se formerait des combinaisons comparables aux lactones ou d'autres analogues. On sait que pour d'autres colloïdes lyophiles également les propriétés chimico-colloidales se modifient à la suite d'une ébullition prolongée. C'est ainsi que la gélatine, p. ex., perd son pouvoir gélatinisant; ce dernier exemple est d'ailleurs très connu.

Pour l'amidon de Canna et de la pomme de terre, avec leur système de lamelles si clairement développé, nous devons prévoir

une influence initiale beaucoup plus importante sur le chiffre de la viscosité. Nous avons constaté, cependant, que même pour ces amidons ce facteur disparaît lorsqu'on maintient l'ébullition pendant longtemps, et la liqueur prend alors un aspect différent: elle devient moins vitreuse et les contours vagues disparaissent complètement. Pour effectuer la dissolution de l'α-amylose, il n'est donc pas absolument indispensable de chauffer à 138°, comme Meyer l'affirme: cette température élevée favorisera, néanmoins, la désintégration des utricules, qui s'opérera beaucoup plus rapidement.

Durée d'ébullition	Amidon de Canna	Amidon de pomme de terre	
$^1/_2$ heure	$\eta = 8.6$	$\eta = —$	
1 ,,	—	7.1	
$1^1/_2$,,	4.8	—	
2 ,,	2.9	6.0	8.1
$3^1/_2$,,	2.6	5.4	5.7

Ces chiffres nous permettent de constater qu'il y a, réellement une viscosité initiale élevée, que l'on doit attribuer à une destruction incomplète des grains. Il est arrivé, parfois, que les grains d'amidon de la pomme de terre existaient encore après une ébullition de 2 heures. Si l'on prolongeait l'ébullition pendant assez longtemps, la viscosité diminuait finalement quand même, comme pour les autres amidons, tout en restant néanmoins notablement plus élevée que pour ces derniers, après une ébullition de durée équivalente.

Nous pouvons, actuellement, comparer les diverses données recueillies jusqu'à présent. Constatons tout d'abord qu'au point de vue de la viscosité l'amidon de pomme de terre occupe une position toute spéciale; à cet égard, il s'éloigne autant des autres amidons que par la manière dont il se comporte vis-à-vis de la diastase, ainsi que nous l'avons remarqué plus haut. Il semble bien qu'il n'y ait pas de rapport bien net entre la viscosité et la teneur en amylopectine. L'amidon de Canna devrait, en effet, se

comporter, dans le viscosimètre, de la même façon que l'amidon de pomme de terre; il présente, au contraire, une viscosité qui se rapproche de celle de l'amidon de la tulipe ou du froment; ces deux derniers amidons, à leur tour, diffèrent beaucoup moins entre eux que le tableau ci-dessus ne le faisait prévoir.

Il ressort de ces observations que la viscosité n'est pas proportionelle à la concentration de l'amylopectine dans les solutions. Il y a donc lieu de rechercher quels sont les autres facteurs dont l'influence détermine la conduite chimico-colloïdale de ces solutions.

§ 4. Facteurs qui déterminent la viscosité de l'amylopectine. Origine de la lamellation.

A la suite des recherches qui ont été faites relativement aux propriétés chimico-colloïdales des solutions d'albuminoïdes, on sait que la viscosité minima correspond au point iso-électrique; l'addition à ces solutions, soit de bases, soit d'acides, par la formation de complexes (ions) porteurs d'une charge électrique, fait monter le degré de viscosité. On impute ce résultat à la tendance qu'auraient les ions de se combiner avec le dissolvant, en formant des hydrates de volume plus considérable. L'identité des effets produits, dans ce cas, par les acides et par les bases, est dû au caractère amphotère des albumines.

Si l'on compare ces observations avec les résultats obtenus par les déterminations de la viscosité de l'amidon, on constate une certaine analogie entre les deux séries. Samec a constaté que l'addition d'un acide abaisse le degré de viscosité des solutions d'amidon de pomme de terre. Le fait est déjà facilement observable pour un acide de concentration correspondant à 5.10^{-5} N. Si l'on augmente cette concentration (jusqu'à 0,1 N), la viscosité s'abaisse de façon constante. Samec, pour expliquer ce phénomène, admet que lorsqu'on acidifie la solution, l'acide amylophosphorique, moins dissocié, serait expulsé de ses sels et mis en liberté; au fur et à mesure que la concentration des

ions augmente, l'ionisation de l'acide amylophosphorique diminue de plus en plus, de sorte que le nombre de groupes sans charge électrique devient de plus en plus important. C'est une interprétation analogue que Samec invoque pour expliquer l'influence exercée par les bases; celles-ci, si à des concentrations faibles elles provoquent une certaine augmentation de la viscosité, c'est parce qu'elles neutraliseraient l'acide phosphorique non combiné; à des concentrations plus élevées, elles amènent, au contraire, une diminution de la viscosité, en s'opposant à l'ionisation; à des concentrations encore plus fortes ces bases font monter rapidement le degré de viscosité, grâce à la formation d'alcoolates fortement hydratés.

On ne voit pas très bien cependant comment il est possible d'accorder cette interprétation avec l'action stabilisatrice qu'exercent les acides sur la viscosité; on sait que, sans l'intervention des acides, celle-ci diminue rapidement avec l'âge des solutions (rétrogradation). Cette action des acides s'affirme déjà nettement à une concentration de 5.10^{-4} N. de l'acide. C'est, cependant, le contraire que l'on devrait attendre; on serait tenté d'attribuer plutôt ce caractère de stabilité aux solutions fortement ionisées; car l'attache qui lie l'ion au dissolvant est, comme on sait, beaucoup plus forte et plus durable en règle générale.

L'addition d'alcalis, au contraire, amène, comme l'a montré Maquenne, une augmentation de la rétrogradation — et cela jusqu'à la concentration de 1.10^{-3} N.; les concentrations plus élevées ralentissent la rétrogradation, et la concentration de 0,1 N l'arrête, pour ainsi dire, complètement. L'influence exercée par les sels sur les solutions d'empois nous semble tout aussi contradictoire. Le sulfocyanate ammonique a la propriété de faire gonfler fortement les substances colloïdales; il favorise, pour certaines substances solides, telles que l'amidon p. ex., la formation de pseudo-solutions; et cependant ce sel ne s'oppose pas, de façon notable, à la rétrogradation; le sulfate ammonique par contre, qui se trouve placé à l'extrémité opposée de la série lyotrope, a une action nettement stabilisatrice.

Quoi qu'il en soit, ce qui précède montre à suffisance que de très petites différences dans le degré d'acidité peuvent provoquer des modifications de η même chez les amidons; aussi, lorsqu'on voudra apprécier les différences de viscosité existant entre des solutions naturelles d'amidon, il faudra tenir compte également de ce facteur, car les grains d'amidon peuvent retenir, à l'état non combiné, une portion plus ou moins grande de l'acide amylophosphorique.

Au sujet des renseignements relatifs à cette question, il y a lieu de faire les mêmes remarques qu'à propos des analyses des cendres: il n'existe de déterminations précises que pour l'amidon de pomme de terre; elles sont dûes à Fernbach et Wolff[1]. Connaissant les résultats obtenus dans les analyses des cendres, nous ne pouvions nous attendre à trouver des différences importantes, tout au moins pour l'acidité potentielle; pour l'acidité titrable, elle augmentera ou diminuera évidemment avec la proportion de P_2O_5 contenue dans les grains. Cette dernière acidité a été déterminée par titration de solutions d'amidon concentrées dans de l'eau neutre[2] au moyen d'une solution alcaline à $^1/_{100}$ N et la phénophtaléine l'ialcalinité fut dosée par titration au moyen d'une solution acide à $^1/_{100}$ N et l'orange de méthyle comme indicateur.

Espèces d'amidon	Centim. cub. de la solut. alcal. $^1/_{100}$ N. par 10 gr. d'amidon	Centim. cub. de la sol. acide $^1/_{100}$ N. par 10 gr. d'amidon	Rapport
Am. de pomme de terre	20	12	1.66
Canna	17.6	14	1.21
froment	16.6	8	2.1
tulipe	8.5	6	1.4

[1] Compt. rend. Acad. Sc. 1905; CXL; 1403.

[2] C'est-à-dire privée d'anhydride carbonique par distillation, et donnant une réaction neutre en présence du rouge de méthyle.

Il ressort de ces chiffres que les diverses espèces d'amidon réagissent de la même manière sur les deux indicateurs: leur réaction est acide avec la phénolphtaléine, et alcaline avec l'orange de méthyle: l'acidité potentielle, d'autre part, est différente de l'un à l'autre, comme le prouvent les chiffres de la dernière colonne. Dans les différents amidons, la proportion d'acide phosphorique combiné varie, et nous devrions constater ces différences, en employant un indicateur tel que l'azolithmine. En pratique nous n'avons pas réussi à observer de variation de la coloration: c'est en vain que j'ai cherché à l'obtenir, soit en essayant de colorer directement les solutions d'amidon cru au moyen d'une solution concentrée de l'indicateur, puis en lavant à fond par centrifugation en présence d'eau neutre, soit en mélangeant de l'empois concentré avec l'indicateur.

Nous nous sommes mis alors à rechercher quelle est la relation qui existe entre l'acidité (le caractère acide) des grains et leur coloration sélective par les colorants organiques, dont un si grand nombre ont été essayés par les divers expérimentateurs; c'est au cours de cette recherche que nous avons découvert par hasard, un jour, un mémoire de Blunck[1] sur cette question; cet auteur recommande comme colorant spécifique de l'amidon de pomme de terre le rouge de métachrome «Agfa». Ce réactif ne colorerait, en jaune intense, que l'amidon dont nous venons de parler et les tissus, à l'exclusion des autres amidons. L'article, très court, de Blunck ne donne aucun autre détail sur le phénomène de coloration, ni au sujet des propriétés du colorant, découvert tout récemment. Blunck indique cependant que l'amidon de froment se colore également lorsque le milieu est acide; il conseille de laver superficiellement les grains au moyen d'un alcali, si l'on veut éviter cette coloration.

Le rouge de métachrome se dissout dans l'eau en lui communiquant une coloration jaune-rougeâtre; la solution mousse quand on l'agite. Les acides comme les alcalis font disparaître cette

[1] Blunck. Ein neues Färbeverfahren für Kartoffelstärke. Zeitschr. Unters. Nahr. Genussmittel 1915, 246.

coloration rouge, qui passe au jaune. La solution du phosphate secondaire bimétallique de sodium se colore en rouge pur, celle du phosphate monométallique en jaune pur. En employant un mélange de ces deux sels, on obtient toute la riche gamme des tons intermédiaires. En milieu neutre, $(H) = 1.10^{-7}$, c'est-à-dire en présence d'eau neutre ou d'un mélange de phosphates de composition correspondante, le liquide se colore en rouge-jaunâtre, comme nous l'avons dit déjà; la teinte intermédiaire (saumon) correspond à $(H) = 0{,}2.10^{-6}$. A $(H) = 0{,}4.10^{-6}$ correspond une coloration jaune intense. Ces colorations se manifestent aussi dans les milieux où la concentration des ions H est faible, tels que par exemple les solutions de phosphate sodique bimétallique ou d'acétate sodique. En solution alcaline 0,001 N p. ex. le liquide ne prend plus que la coloration intermédaire.

Nous avons traité nos amidons, nous conformant en cela aux prescriptions de Blunck, pendant 8 minutes par la solution du colorant indiquée par lui; celle-ci a été préparée en partant d'une solution saturée du colorant en question dans l'alcool à 30 %, auquel on ajouta 25 % d'eau. Les amidons furent lavés ensuite, par centrifugation en présence d'eau neutre, jusqu'à ce que celle-ci restât incolore. L'amidon de froment était coloré en rouge-brique, celui du *Canna* et de la pomme de terre avaient pris une teinte qui en différait bien peu, d'une nuance un peu plus jaunâtre; l'amidon de tulipe était jaune. Sous le microscope, nous ne sommes pas parvenu à obtenir de coloration, si ce n'est en prolongeant très longtemps (1 heure) l'action du colorant; c'est l'amidon de pomme de terre qui, dans ces conditions, présente la coloration la plus intense. Lorsqu'on transforme préalablement les amidons en empois, au moyen d'eau neutre, et qu'on ajoute alors le rouge de métachrome, en solution, en guise d'indicateur, l'amidon de tulipe présente, cette fois encore, la même divergence que plus haut: il se colore en jaune, comme le ferait le phosphate monométallique de sodium. Les amidons de *Canna*, de pomme de terre et de froment prennent des colorations qui s'accordent avec les chiffres pro-

portionnels donnés plus haut. L'amidon de Canna donne la coloration la plus neutre, l'amidon de froment la plus «acide», l'amidon de pomme de terre prend une teinte intermédiaire entre les deux autres.

On pourra conclure de ce qui précède que l'acidité des amidons étudiés par nous, quoiqu'ayant une valeur différente pour chacun d'eux, oscille entre des limites trop étroites (elle varie entre $(H) = 10^{-6}$ et 10^{-7}) pour provoquer des divergences dans la viscosité; on peut admettre, en effet, que la concentration des ions $H^{\cdot}$ doit être comprise entre 1 et 5.10^{-5} pour exercer une influence appréciable. Remarquons, en outre, que ce n'est pas l'amidon de pomme de terre, malgré sa viscosité plus grande (dépassant de loin celle des autres amidons) mais bien l'amidon du froment qui possède le degré d'acidité plus fort; il faut donc définitivement rayer le degré d'acidité de la liste des facteurs capables de faire varier la viscosité.

La proportion d'acide amylophosphorique qui est neutralisée ne joue donc aucun rôle; par contre, la nature du cation qui a fixé cet acide a une influence sur le cours des phénomènes. Les analyses ont démontré que l'amidon de la pomme de terre diffère de tous les autres, en ce que les cendres ne contiennent que du potassium. Les autres amidons contiennent du calcium; l'amidon du froment, qui est le plus facilement attaquable par les solutions d'amylose, et qui présente la lamellation la moins nette, ne contient même que du calcium exclusivement. On aimerait en conclure que la présence de l'amylophosphate de calcium communique à la solution des propriétés moins visqueuses et que sous l'influence de ce sel, et précisément comme conséquence de ces propriétés spéciales, les micelles auraient une tendance moindre à se rapprocher pour former des couches denses et cohérentes. Pour notre part, nous nous figurons assez volontiers que, pour l'une ou l'autre raison, l'amylophosphate potassique l'agglutine plus facilement et plus complètement que le sel de calcium de ce même acide. Si les lamelles de l'amidon de pomme de terre sont plus agglutinées dans leur portion interne, il s'ensuivra qu'elles

seront plus difficilement perméables pour les liquides, et partant, plus difficilement attaquables. Les agrégats compacts se disloqueront plus difficilement par l'ébullition; c'est ainsi que les grumaux d'empois qui subsistent pendant un certain temps au cours de l'ébullition, ne subissent, finalement, la «dispersion» que très lentement. Nous croyons avoir établi la justesse de cette interprétation par l'expérience suivante: après avoir fait bouillir pendant longtemps une solution d'amidon de pomme de terre, de façon à détruire toutes les membranes, nous y avons versé du $CaCl_2$ en quantité exactement calculée; cela signifie que nous avons utilisé le poids de $CaCl_2$ exactement nécessaire pour transformer l'amylophosphate potassique en sel de calcium correspondant, mais trop faible, d'autre part, pour amener une modification de la viscosité simplement en vertu de l'influence qu'il exerce par lui-même en tant que sel. Il s'ensuivit une baisse brusque et immédiate de la viscosité, comme le montrent les chiffres suivants:

Amidon de pomme de terre à 1%	$\eta = 3.2$
id. après avoir ajoute 0,1 mgr. de $Ca\ Cl_2$ pour 10 cm^3 de solution et fait bouillir un instant	$\eta = 2.3$

Nous avons fait bouillir ensuite une solution d'amidon de froment, à laquelle nous avons ajouté, après cela, de l'oxalate de potassium, en quantité exactement calculée; nous n'avons, cette fois, obtenu aucun relèvement du degré de viscosité, conformément d'ailleurs à nos prévisions; en faisant rebouillir la combinaison potassique qui a pu se former, nous avons empêché l'agglutination de se produire, car l'ébullition est plutôt de nature à la contrecarrer.

§ 5. Rôle des ferments.

Il est donc établi que c'est du potassium qu'émane l'influence prépondérante sur la force de résistance des lamelles; cette nouvelle question se pose actuellement, de savoir si c'est à la

structure physique, exclusivement, que l'on doit attribuer cette influence — qui dépendrait, dans ce cas, de la nature des ions en présence — ou si, au contraire, l'amidon ne serait pas soumis, au sein des membranes relativement solides, à des modifications intramoléculaires, ou à des phénomènes de coagulation qui seraient indépendants des actions électrolytiques. Nous ne pouvons oublier la recommandation faite par Fernbach et Wolff lors de la découverte de l'amylo-coagulase: quiconque voudra étudier l'amidon, disaient-ils, aura désormais à compter avec l'influence possible de cette substance.

Nous nous aventurons cependant par là sur un terrain très incommode. Dans un de leurs derniers mémoires, Fernbach et Wolff[1] ont, notamment, attiré l'attention sur la présence nécessaire et obligatoire d'une diastase liquéfiante dans le milieu, pour que la coagulase extraite de froment, d'orge ou de seigle non maltés puisse agir; on peut introduire cette diastase, p. ex. sous la forme d'un extrait de malt que l'on a affaibli en le chauffant à 75°.

Si l'on veut attribuer un rôle à la coagulase dans la formation des lamelles, il faudra donc admettre que le grain d'amidon en voie de croissance reste en contact permanent avec l'enzyme diastatique. Nous avons déjà eu, plus haut, l'occasion de faire allusion à la probabilité plus ou moins grande de cette interprétation, et nous avons conclu, alors, que la question est bien loin d'être résolue. La découverte de Fernbach et Wolff ne pourra guère contribuer, pensons-nous, à la résoudre, parce qu'elle donne trop de prise à la critique et repose très probablement sur une interprétation erronée des faits.

Lorsqu'on veut répéter les expériences auxquelles nous venons de faire allusion, on éprouve fortement l'impression qu'il ne s'agit pas ici de coagulation, dans le sens que Fernbach et Wolff attachent à ce terme; on est amené à penser plutôt à un

[1] Fernbach et Wolff. Sur la coagulation diastasique de l'amidon — Compt. Rend. Acad. Sc. 1904; CXXXIX; 1219.

phénomène de rétrogradation accélérée, qui serait produit, non pas par un enzyme coagulant, mais par un ferment amylolytique; celui-ci se trouvant placé dans des conditions très défavorables, ne pourrait que provoquer un commencement d'hydrolyse, mais ne serait plus capable d'achever celle-ci. On sait que l'action des enzymes diastasiques sur une solution d'empois est toujours marquée, au début, par un abaissement rapide du degré de viscosité, de sorte que, très peu de temps après l'addition de la solution des ferments, la viscosité de la solution d'empois est très voisine de celle de l'eau.

En ce moment, il ne s'est pas encore produit la moindre parcelle de maltose ou de quelqu'autre substance réductrice; l'amidon se trouve alors, à notre avis, dans la même situation qu'une solution d'empois rétrogradée que l'on a rendue claire par l'action de la chaleur; cette solution contient également de l'amylose dissoute, mais ne possède plus aucune viscosité, tout comme une solution, préparée à chaud, d'amidon que l'on aurait préalablement soumis à la gelée.

Dans les deux cas on se trouve en présence de molécules — ou agrégats — très gros à l'état dissous, mais sans hydratation appréciable, et, par conséquent, peu stables. En réalité, les solutions dont nous avons parlé en dernier lieu abandonnent, au bout d'un temps très court, leur amidon en se refroidissant, et celui-ci forme alors un dépôt dont l'aspect rappelle à tous égards celui de l'amidon coagulé.

Nous avons exécuté nos expériences sur trois amidons différents, à savoir ceux de la pomme de terre, du froment et de la tulipe; aux solutions à 4 % de ces amidons, nous avons ajouté $^1/_{20}$ de leur volume d'une macération à 10 % de malt fraichement moulu. Les mélanges des deux liquides furent alors recouverts de toluol, et maintenus dans une étuve réglée à 25°.

La rétrogradation normale s'accomplit, pour ces divers amidons, avec des vitesses inégales. Les solutions à 1 % des amidons de pomme de terre ou de froment, préparées par ébullition prolongée pendant 1 heure, puis stérilisées, n'ont pas encore fourni

de précipité après un repos de 50 jours; et cependant leur viscosité a diminué dans de fortes proportions; les solutions d'amidon de froment, au contraire, se sont scindées complètement, au bout du même laps de temps, en leurs composants primitifs, et se présentent sous l'aspect d'un liquide aqueux, dont s'est séparé un précipité volumineux floconneux, aux contours nets. De telles divergences, si tranchées, ne se produisent pas dans la coagulation. Il nous a semblé, au surplus, que celle-ci peut être influencée par des circonstances accessoires très peu importantes; telle solution d'amidon de froment se coagulait nettement, telle autre se séparait bien en ses constituants mais ne formait pas de précipité. Les amidons de pomme de terre et de tulipe se sont précipités, dans toutes nos expériences.

Wolff et Fernbach affirment que la coagulase, qui reste insensible à de nombreuses substances (les auteurs ne nous disent pas quelles substances ils ont essayées), est rendue inactive par de très faibles quantités d'un acide ou d'une base. Il suffirait de $^1/_{1000}$ d'acide acétique ou de soude pour empêcher toute coagulation. Cette observation n'est pas absolument exacte. Lorsqu'on utilise de l'amidon déminéralisé et que la réaction du milieu est réglée sur 0,0001 N, on voit le liquide devenir épais et se troubler uniformément, sans que, cependant, on puisse parler d'une floculation nette, ni que le moindre dépôt se produise. Il y a donc, en réalité, une coagulation de la solution, mais la «gelée» est pour ainsi dire peptonisée par les ions $H^{\cdot}$ et reste en suspension. Si l'on répète l'expérience en additionnant le liquide de quelques gouttes d'une solution d'oléate sodique, la précipitation s'opère très nettement.

Nous inspirant de la fixation de l'amylase par les sucres à fonction aldéhydique (glucose, maltose), rapportée par Wohl et Glimm[1], nous avons examiné, à ce point de vue, l'amidon de tulipe, qui se coagule si bien; nous avons utilisé des solutions

[1] Wohl et Glimm. Zur Kenntnis der Amylase. Bioch. Zeitschr., 1910; XXVII; 349.

contenant 15° ₀ de glucose et 15° ₀ de saccharose. Au début, l'expérience de contrôle (c. à. d. celle qui comportait un milieu exempt de sucre) manifesta un trouble notablement plus accentué et, en outre, une floculation plus abondante et une précipitation plus facile. La solution était déjà trouble après une demi-heure; l'essai au saccharose était moins modifié, celui au glucose ne présentait encore aucun changement. Au bout de quelques jours de repos des solutions, maintenues stériles, dans l'étuve réglée à 25°, on ne pouvait plus distinguer aucune différence entre les trois tubes.

On voit donc que les phénomènes de coagulation et de dissociation sont influencés de la même manière par les aldoses; le fait est d'autant plus remarquable qu'il s'agit ici d'une action spécifique; il semble bien, d'après cela, qu'il y ait un rapport entre ces enzymes, sinon même identité.

Cette interprétation pourrait nous fournir une explication toute prête des réactions amorcées à l'avance, signalées par Fernbach et Wolff; il s'agit notamment d'un phénomène de coagulation, qui se continuait encore lorsque on tuait le ferment peu de temps après l'avoir introduit; il n'est pas facile de faire rentrer un tel phénomène dans le cadre des réactions de la coagulase. C'est encore vers cette même interprétation que nous sommes orientés à la suite de l'observation suivante faite par Lisbonne[1]: la salive, entièrement purifiée par dialyse, ne deviendrait capable d'opérer la coagulation, d'après cet auteur, qu'après qu'elle a été rendue légèrement amylolytique, par adjonction d'une trace d'un électrolyte. Dans ces expériences, le ferment placé vis-à-vis d'amidon dissous est très dilué et affaibli; l'action que le ferment exerce, dans ces conditions, serait comparable à l'attaque des grains d'amidon crus par des ferments en solution; là aussi, le ferment se trouve placé dans des conditions désavantageuses vis-à-vis de certaines portions

---

[1] Lisbonne. Coagulation de l'amidon par la salive et le suc pancrétique — Compt. rend Soc. de biolog; 1911; LXXI; 140.

des grains, plus denses et plus résistantes; et ces portions sont abandonnées par le ferment dans un état de «rétrogradation». Il existe des grains d'amidon qui présentent une structure stratifiée nette; et cependant ces grains se sont développés dans des conditions telles qu'il est impossible d'admettre qu'ils ont été soumis à des attaques intermittentes et localisées de la part des ferments; il s'ensuit que nous pouvons, avec une très grande probabilité, éliminer l'action des ferments comme facteur de l'apparition de la lamellation.

§ 6. Conclusion.

Somme toute, il résulte des pages précédentes, qu'à côté du facteur que nous avons élucidé dans le chapitre premier, c'est la nature des cations contenus chimiquement dans l'amidon qui doit occuper la place la plus importante dans l'interprétation que l'on donnera de la vitesse inégale de l'attaque des grains d'amidon cru; ce sont, en effet, ces cations qui, malgré les quantités excessivement faibles en présence, déterminent l'état dans lequel se trouve l'amylopectine. Cette dernière substance peut être plus ou moins agglutinée, et, conséquemment, plus ou moins perméable. Cette agglutination atteint son maximum quand l'amylopectine est combinée au potassium, comme c'est le cas dans l'amidon de pomme de terre. La présence d'amylophosphate de calcium a pour conséquence de rendre les lamelles plus poreuses; dans les cas où, comme cela a lieu pour l'amidon de froment, l'amylopectine est composée exclusivement de sel calcique, les lamelles n'opposent plus aucune résistance à la pénétration de l'amylase. Cette circonstance entraîne à sa suite un développement tout différent des phénomènes d'érosion. Après un contact très court, l'amylase réussit à creuser des galeries jusque dans l'intérieur des grains, qui s'effondrent; au contraire, lorsque les micelles des lamelles sont plus agglutinées, la diffusion s'opère plus lentement, et l'amylase ne peut, alors, attaquer qu'une lamelle à la fois.

La nature spécifique des lamelles se trouve ainsi, peut on dire, expliquée pour une grande part; par contre, les recherches auxquelles nous nous sommes livré ne nous ont pas encore mis à même de répondre à la question de savoir quelle est la cause de la structure stratifiée de l'amylopectine, dont la résistance est variable. Devons-nous en chercher l'explication dans une neutralisation rhythmique de l'acide amylophosphorique, distribué d'une façon uniforme à travers la masse des grains? Ou bien, devons nous nous imaginer plutôt que c'est l'acide qui, par suite de sa distribution même à travers les grains d'amidon, constituerait les lamelles, et que le phénomène de neutralisation n'interviendrait pas par lui-même? Ou faut-il invoquer d'autres raisons encore? Nous renvoyons le lecteur désireux de trouver réponse à ces diverses questions au chapitre III, § 5.

Ou peut, en tout cas, considérer comme certain que les ferments ne jouent aucun rôle dans la genèse de la lamellation, ni les ferments amylolytiques, ni les ferments coagulants; l'existence même de ces derniers est devenue, d'ailleurs, très problématique, ainsi qu'il résulte du dernier § du présent chapitre.

CHAPITRE III.

La pellicule externe.

§ 1. Aperçu général.

Les pages qui précèdent ont montré qu'il n'était pas nécessaire, pour expliquer les grandes divergences dans la résistance opposée par les divers amidons à la pénétration des solutions des ferments, d'admettre l'existence d'une couche distincte, d'une pellicule externe autonome entourant les grains; celà ne signifie pas, néanmoins, que l'on doive exclure la possibilité de l'existence d'une telle pellicule autour des grains d'amidon, notamment, qui se montrent le plus résistants; aussi il nous a semblé convenable de rencontrer ici les arguments qui ont été mis en avant en faveur de l'existence de cette couche externe, et de les soumettre à un nouvel examen. Remarquons tout d'abord, que si l'on veut étudier la digestion des grains d'amidon in situ, il est indispensable de tenir compte également du plastide, qui, d'après les recherches cytologiques, doit être considéré comme une membrane fermée, entourant le grain de toutes parts. Pour les grains isolés de leur milieu cytologique, il n'y a plus lieu de compter avec cet organe. A part les possibilités prévues par Beyerinck, on peut considérer comme établi que, lorsqu'on détruit les cellules et que l'on lave les grains à l'eau, cette mince couche protoplasmique, très fragile, sera régulièrement, et sans exception détruite en même temps: c'est ce qu'on voit très clairement sur des coupes de la tige de Pellionia Daveauana. Dans les cellules qui n'ont pas été ouvertes, chaque grain d'amidon porte un

plastide coloré et par conséquent bien visible; les grains qui sont sortis des cellules ont, au contraire, déjà perdu ce plastide. Il semble que le contact qui existe entre le grain d'amidon et le plastide soit extrêmement fragile, et, de son côté, l'assemblage plasmatique est également très labile dans l'eau.

Comme nous l'avons mentionné brièvement déjà dans l'introduction, des observations ont été faites par divers expérimentateurs, qui semblent indiquer que la couche périphérique pourrait avoir une composition différente; nous possédons, dès à présent, plusieurs hypothèses qui peuvent expliquer ces phénomènes.

Reichert attribue beaucoup d'importance à cette «capsular layer»; il estime même que cette couche spéciale, qui existe autour de tous les grains d'amidon, constitue dans tous les cas une «protective covering» définitive à l'égard des attaques des enzymes; voici comment il résume les arguments qui militent en faveur de son existence[1]. La couche externe serait relativement peu soluble dans l'eau froide ou chaude, peu perméable aussi et peu attaquable par les enzymes et les acides faibles. Dans certaines circonstances, elle fournit des réactions colorantes spéciales et oppose une résistance plus grande à l'action de l'hydrate de chloral et d'autres réactifs; toutes les causes, d'autre part, qui entament la continuité de cette couche, telles que trituration avec du verre ou du sable, érosion des grains par les bactéries, dissolution par la potasse etc. — rendent aussi les grains colloïdalement solubles dans l'eau.

Si nous y réfléchissons bien, la différence qui subsiste n'est pas fort importante conformément aux lois de la chimie colloïdale; il est clair qu'une solubilité plus grande ou plus facile d'un des composants de l'amidon signifie un gonflement plus rapide par l'hydrate de chloral ou par les solutions salines, puisque nous devons considérer ce gonflement comme un phénomène entièrement analogue à la dissolution, ou plutôt comme une

---

[1] l. c. p. 80.

forme spéciale de dissolution. La question de la perméabilité à l'égard des solutions de ferments a été traitée déjà dans le chapitre précédent, à l'occasion de la discussion des relations existant entre la composition des lamelles et la manière de se comporter des grains d'amidon. Il s'ensuit que ce ne sont pas seulement les lamelles extérieures seulement, mais toutes les lamelles qui peuvent faire valoir leur influence à ce point de vue; nous pouvons finalement nous demander s'il est logique d'appuyer spécialement encore sur ce terme de «couche externe» et de distinguer encore explicitement celle-ci des lamelles placées plus à l'intérieur. Ne conviendrait-il pas, plutôt, de parler de la «lamelle extérieure»? Dans les échantillons d'amidon sur lesquels nous expérimentons, il y a des grains à tous les stades de développement; tous se comportent de la même manière, à la seule condition d'être intacts; ils possèdent donc tous cette «couche externe» qui, d'ailleurs, si nous n'étions intervenus pour interrompre la croissance de ces grains, serait bientôt devenue une des lamelles internes.

Cette équivalence de toutes les lamelles intérieures et de la lamelle externe n'est pas davantage en contradiction avec la dernière parmi les affirmations de Reichert; on peut bien admettre que la trituration, p. ex., aura déchiré, non seulement la lamelle extérieure, mais toutes les lamelles, permettant ainsi le contact de la substance relativement peu résistante avec les réactifs qui attaquent les grains.

Cette équivalence, qui nous semble logique, se montrera-t-elle compatible avec la plus importante des remarques faites par Reichert, notamment la possibilité d'une coloration différentielle des grains d'amidon.

Nägeli avait déjà remarqué que les solutions d'iode très diluées pénètrent à l'intérieur des grains et les colorent en bleu, mais en laissant, en règle générale, le bord extérieur incolore. Cette observation fut confirmée, dans la suite, à plusieurs reprises, et cela pour d'autres réactifs encore; divers chercheurs attirèrent l'attention sur ce fait que certaines matières colorantes

du groupe de l'aniline laissent également incolore le bord extérieur; celui-ci peut même, par l'emploi simultané de plusieurs colorants appropriés, prendre une coloration différente de celle des portions internes. Si ces observations sont exactes, elles constituent effectivement un argument sérieux en faveur de l'existence d'une couche externe, différente du reste du grain, soit par sa constitution chimique, soit par sa structure physique.

---

§ 2. Coloration différentielle des grains d'amidon.

Meyer mentionne, dans l'ouvrage que nous avons cité déjà à plusieurs reprises, des expériences de coloration au moyen du violet de méthyle; Salter[1] fut, cependant, le premier qui appliqua à l'examen des tissus contenant de l'amidon les nouvelles méthodes pour fixer, faire les coupes et colorer. Pour obtenir la coloration des plastides, Salter employa la fuchsine acide ou la ferrohématoxyline, qui attaquent peu les grains d'amidon. Celui-ci a beaucoup plus d'affinité pour le violet de gentiane ou la safranine; pour obtenir la coloration par contraste de la couche externe, il a utilisé l'orange G ou l'éosine. A l'aide de ces colorants, Salter examina des coupes à travers les tissus de la pomme de terre, ainsi que de *Canna*, *Adoxa*, *Phaius* et *Pellionia*, dans lesquels les grains d'amidon se présentaient à différents stades de leur développements.

Salter aurait constaté que les très jeunes grains d'amidon de pomme de terre laissent voir, lorsqu'on les traite par le violet de gentiane, un large bord qui ne se colore pas; seul le centre du grain montre une petite région colorée en violet. Il en est de même des jeunes grains des autres espèces d'amidon que nous venons d'énumérer. Salter en conclut que ces observations sont d'accord avec celles de Nägeli et de Schimper et que, dans la

---

[1] Salter. Zur näheren Kenntnis der Stärkekörner. Jahrb. f. Wiss. Bot. 1898; XXXII, 117.

mesure ou l'on peut admettre que les réactions colorantes puissent être considérées comme critérium, les grains les plus jeunes sont, dans tous les cas, compacts et homogènes. Au cours du développement ultérieur des grains, quelques lamelles colorables apparaissent autour du hile, tandis que la région du bord reste toujours compacte et incolore.

Lorsque les grains deviennent adultes, le nombre de lamelles qui se colorent augmente; cependant il reste toujours, au bord extérieur, une région assez large qui ne se colore pas, même dans les grains les plus volumineux, tout au moins pour l'amidon de pomme de terre et celui de l'*Adoxa*. L'amidon de *Canna* présenterait, d'après Salter, une exception remarquable, en ce que cette région incolore fait défaut dans les grains adultes; il semble même que ce soient précisément les couches placées vers l'extérieur des grains qui se colorent le plus intensément. Un examen plus attentif lui permit cependant de constater que, même dans ce cas, il y avait une couche incolore, très mince, qui entourait complètement le grain.

Il est au moins étonnant que Denniston[1], qui a précisément travaillé sur l'amidon de *Canna*, ne fait aucune mention de ce fait. Il déclare que certaines couches, qui semblent être simples lorsqu'on les observe dans l'eau, apparaissent composées après coloration. Il a vu par exemple que, dans l'eau, les grains apparaissent entourés d'un couche fortement réfringente, laquelle, après coloration par l'iode, se montre constituée d'une couche extérieure, bleu-clair et d'une seconde, située vers l'intérieur, bleu-foncé. Cette dernière se colorait en bleu par le violet de gentiane, alors que la première restait incolore; celle-ci prenait, après celà, une teinte orange si l'on faisait agir l'orange G. Ces observations ne cadrent pas très bien avec celles de Salter, si tant est que cette couche extérieure soit bien aussi mince que l'affirme Salter.

Lorsqu'on se donne la peine de répéter ces diverses expérien-

[1] Cité par Reichert, l. c. p 57.

ces, on est frappé de constater quelle image peu claire elles nous donnent des phénomènes. En règle générale, le violet de gentiane est facilement absorbé par les grains, tandis que l'orange G — un colorant acide — ne les colore pas, du moins pas de façon assez durable pour que la coloration résiste à un lavage à l'eau. On peut laisser séjourner les grains d'amidon pendant des jours dans une solution saturée du colorant; si on les lave ensuite superficiellement, et qu'on les examine au microscope, ils ne montrent plus trace de coloration; s'il existait vraiment une couche ayant de l'affinité pour les colorants acides, celle-ci devrait forcément se manifester, à la suite d'un traitement de ce genre.

Si l'on colore les grains au moyen du violet de gentiane, qu'on les lave ensuite et qu'on fait agir après cela l'orange G, on assiste à un refoulement progressif du colorant basique par la matière colorante acide, ce qui semble indiquer que l'affinité des deux colorants l'un pour l'autre est plus grande que l'affinité de l'amidon pour le violet de gentiane. Dans aucun des amidons examinés, nous ne sommes parvenu à voir le bord jaune décrit par Denniston. Le colorant violet joue, manifestement, dans une certaine mesure, le rôle de mordant, ce qui a pour effet que les grains ont vu s'augmenter quelque peu le pouvoir de retenir la matière colorante jaune isolément. C'est pourquoi on peut, dans une préparation qui contient des grains d'amidon de toutes dimensions, observer toutes les nuances intermédiaires possibles entre le bleu et le jaune. En règle générale, on aperçoit mieux le jaune au centre des grains, tandis que les bords présentent une teinte plus violacée. Si l'on prolonge plus longtemps le traitement par l'orange G., la coloration violette disparaît de plus en plus, et ne persiste plus, finalement mêlée à un peu de jaune, que dans ces lamelles-là qui sont tout spécialement chromophiles; ces lamelles ressortent dès lors d'une façon excessivement nette.

Quant au bord incolore, nous ne l'avons jamais observé que dans certains grains, contenus dans des préparations d'amidon de pomme de terre et de *Canna*. C'étaient précisément ceux

qui laissaient voir, par leur formes anormales et leur aspect inhabituel, qu'ils étaient déjà fortement entamés par la plante elle-même et érodés déjà, dans une telle mesure, par les ferments, que toutes les substances relativement disperses ainsi que les matières superficiellement actives avaient disparu de la couche externe. Les grains de ce genre sont en très petite minorité, même dans l'amidon des tubercules qui ont poussé déjà de longs jets, et sont devenus tout à fait spongieux. Les autres grains d'amidon ne se sont jamais montrés pourvus de ce bord incolore. Nous devons confirmer, néanmoins, ce fait que, dans les grains qui ne sont pas très colorés, on peut apercevoir une zone marginale claire; celle-ci, dans certains cas, peut même paraître tout-à fait incolore, mais elle n'est jamais jaune. Il convient toutefois de supprimer par la pensée l'influence pertubatrice de la ligne de Beck, cette ligne fortement lumineuse qui apparaît à la limite de deux milieux de réfringence inégale.

C'est probablement à cette zone diffuse que Salter fait allusion dans les recherches que nous avons rappelées plus haut; pour notre part, elle nous a aussi semblé plus grande dans les grains jeunes, et nous sommes en mesure de confirmer le fait que, dans les grains d'amidon adultes de *Canna*, elle est extrêmement mince. A notre avis cependant, cette apparence n'est nullement due à une densité plus forte, à une affinité moindre des couches extérieures pour la matière colorante; elle a tout simplement, sa raison d'être dans la forme sphérique des grains. L'épaisseur que doit traverser le rayon lumineux est plus considérable au milieu que sur les bords; ces derniers paraissent, par conséquent, incolores lorsque l'intensité de leur coloration n'atteint pas un certain minimum. Et, en réalité, on n'observe plus de bord clair quand les grains ont été très fortement colorés.

Notre interprétation trouve une confirmation de plus dans l'emploi de l'éclairage latéral; dans ces conditions, le bord incolore disparaît, mais d'un côté seulement, et l'exception frappante que présentent les grains de *Canna* y trouve tout-à-coup une explication imprévue. Ces grains, ainsi qu'on peut

le prouver en provoquant des courants dans le liquide ambiant, ne sont pas sphériques, mais aplatis, et leur forme rappelle un peu celle des écailles des poissons. Il s'ensuit que l'épaisseur des couches que le rayon lumineux doit traverser n'est pas beaucoup plus forte au centre que dans la région marginale; celle-ci ne peut donc apparaître que sous la forme d'une ligne très étroite.

Si nous comparons, à présent, nos résultats avec ceux des expérimentateurs qui nous ont précédé, il apparaît clairement qu'ils n'en constituent nullement une confirmation. Nous n'avons pas pu constater une divergence de structure de la couche externe, qui se manifesterait par une affinité plus grande pour les matières colorantes acides. Aussi bien, Salter lui-même se montrait déjà sceptique à cet égard. Nous lisons, dans son mémoire (p. 120), ce qui suit: «La coloration double ne réussit que de temps en temps, et paraît, dans une certaine mesure, affaire du hasard». Nous pouvons, croyons-nous, conclure sans danger de ce passage, que le «hasard» en question aura consisté en un lavage trop peu complet de la solution concentrée du colorant. Plus loin (p. 139) Salter revient encore sur cette question, et répète qu'il ne faut pas avoir une grande confiance dans la colorabilité de la couche externe; il conclut comme suit: «en un mot, lorsqu'on réussit à colorer le bord, la coloration qu'il prend est exactement la même que celle des lamelles denses; toutefois le bord est d'habitude un peu plus clair, de sorte qu'il aurait une densité encore plus forte que les lamelles». Nous savons maintenant, par tout ce qui précède, que cette conclusion repose sur un malentendu.

Beaucoup plus démonstratifs sont les phénomènes observés par Unna; s'appuyant sur des méthodes de coloration très spéciales, il réussit à déceler la présence simultanée dans le pain de guerre d'amidon de pomme de terre, de froment et de seigle, indépendamment l'un de l'autre[1]. Lorsqu'on suit strictement ses indications, on aperçoit, après avoir coloré, un bord blanc autour

---

[1] E. Unna. Mikroskopisch-färberischer Nachweis von Weizen-, Roggen- und Kartoffelstärke nebeneinander — Z. U. N. G. 1918; XXXVI, 49.

des grains d'amidon de pomme de terre, et autour de ceux-là seulement. D'après cette méthode, le colorant semble se limiter, pour les grains d'amidon de pomme de terre, aux couches situées vers l'intérieur; ces dernières se détachent, de la sorte, très nettement, sur la lamelle ou les lamelles extérieures non colorées. Le procédé préconisé par Unna peut se résumer à peu près comme suit. Après un traitement préalable, pendant 24 heures, par une solution de phénol à 3 %, on colore la préparation en la laissant séjourner pendant au moins 10 minutes dans une solution de «Wasserblau», d'orcéine et d'éosine, dans un mélange d'eau, d'alcool et de glycérine; la préparation de ce réactif est donnée avec tous les details nécessaires. On lave, puis on colore encore une fois la préparation, en la plongeant pendant 10—15 minutes dans une solution de safranine; on lave de nouveau; enfin, et cette opération constitue un des points les plus essentiels du procédé d'Unna, les objets sont mordancés par un séjour de 20—30 minutes dans une solution de bichromate de potassium à 0,5 %. L'amidon de pomme de terre prend une teinte rouge intense. Autour de chaque grain on constate la présence de la zone non colorée de largeur uniforme dont nous avons parlé déjà et qui est limitée, sur son pourtour extérieur, par une ligne bleue irrégulière, très fine. Celle-ci est dûe à des restes de plastides, qui ont une grande affinité pour les matières colorantes acides, rouges et bleues, qui entrent dans la composition du premier bain. La présence de cette couche protoplasmique pariétale excessivement mince — qui est beaucoup plus clairement visible chez l'amidon de froment — avait déjà été observée précédemment par Salter, chez les grains d'amidon de *Canna*, après coloration au moyen de la fuchsine acide ou de l'éosine. Dans l'amidon, à l'état isolé, préparé comme nous l'avons indiqué plus haut, nous n'avons jamais observé que les grains fussent enveloppés par cette substance colorée en bleu: une preuve de plus que notre supposition était fondée, et que la couche plasmatique est enlevée par l'eau de lavage lorsque les cellules s'ouvrent. Les grains d'amidon du froment se colorent en rose,

tandis que, pour les grains d'amidon du seigle, le traitement par le bichromate provoque la métachromasie de la safranine qui donne une coloration jaune-brun. La présence du manteau blanc qui enveloppe les grains d'amidon de pomme de terre constitue, d'après cet auteur, une preuve en faveur du bien-fondé de l'hypothèse de Beyerinck. Remarquons toutefois que Beyerinck admet la présence, dans ce manteau incolore des grains d'amidon, d'albumine incrustée, qui est précisément la substance qui se colore en bleu intense dans le bain colorant acide; on devait donc s'attendre à ce que ce manteau ait également une tendance à se colorer en bleu. C'est ce que nous n'avons jamais eu l'occasion d'observer, dans aucun des cas que nous avons examinés. Il est une autre considération, qui plaide encore davantage contre l'interprétation d'Unna, c'est que nous avons pu constater que la couche incolore n'existe pas, avant le traitement au bichromate. Nous nous sommes aperçu qu'on pouvait, sans préjudice, simplifier les opérations et laisser de côté, entre autres, le traitement préalable, qui est très minutieux, et le bain colorant acide; au point de vue des faits qui nous intéressent, ces divers traitements n'ont, en réalité, d'autre raison d'être que de colorer les substances albuminoïdes existant dans le pain. Quant à la coloration des grains d'amidon, elle est dûe à la seule safranine, exclusivement. Lorsqu'on fait baigner les grains d'amidon de pomme de terre dans une solution à 1 % de cette matière colorante, les grains se colorent entièrement en rouge intense — à condition que le bain ait duré assez longtemps. La lamellation est devenue nettement visible. On lave ensuite les grains à fond, en centrifugant à plusieurs reprises en présence d'eau distillée, puis on les plonge dans la solution de bichromate; on remarque alors qu'au bout d'un certain temps la matière colorante est partiellement extraite. Sur toute la surface des grains, la coloration est plus claire; quant à la région voisine du bord, au bout d'une demi-heure à trois-quarts d'heure, elle s'est décolorée complètement. La limite entre la zone colorée et la portion incolore est, en règle générale, nettement tranchée, et marquée par une lamelle

de teinte foncée. En même temps, on voit se former, à la surface des grains, de petites aiguilles, de couleur foncée, composées probablement de chromate de safranine: c'est la même substance insoluble que l'on voit se produire quand on mélange, dans le tube à essai, des solutions de safranine et de bichromate potassique. Si l'on prolonge la durée du bain de bichromate, la zone incolore s'élargit de plus en plus, jusqu'à ce que finalement les lamelles centrales, qui sont les plus chromophiles, restent seules colorées. Au bout d'une nuit, les grains sont complètement décolorés. Om est évidemment tenté de conclure de là que la combinaison par absorption amidon-safranine est relativement peu stable, et que la coloration ne résiste pas en présence de la solution de bichromate; c'est ce qui a induit Unna en erreur. La matière colorante ne pouvait pas en effet être extraite complètement des grains après le mordançage par le chromate, dont la durée a été fixée un peu arbitrairement.

On peut faire d'ailleurs des observations analogues sur les grains d'amidon, colorés d'abord en bleu par le violet de gentiane et traités ensuite par le bichromate; la décoloration produite par l'orange G, dont nous avons parlé plus haut, est basée sur les mêmes réactions.

---

§ 3. La paroi des vésicules des grains d'amidon «gélifiés».

On peut conclure des paragraphes qui précèdent qu'aucune des observations publiées jusqu'à présent n'est de nature à démontrer rigoureusement la présence d'un manteau réfractaire enveloppant les grains d'amidon. Cela est vrai non seulement d'observations instituées dans ce but exprès, mais aussi de toutes celles qui ont pu être faites occasionnellement au cours de recherches sur quelqu'autre sujet. Il convient toutefois de ne pas perdre de vue que ces observations sont toutes basées sur l'emploi des méthodes par coloration; celles-ci, malgré leur caractère uni-

latéral, nous apporteraient effectivement un moyen sûr d'atteindre le but poursuivi; toutefois il faudrait s'assurer au préalable que les interprétations courantes correspondent à la réalité au sujet de la nature de la couche externe. S'il se confirmait notamment que celle-ci est bien une incrustation d'albuminoïdes ou de matières tannantes, il est évident que ces substances, qui constituent des mordants excellents, interviendraient non seulement pour modifier, sur place, les propriétés chimico-colloïdales de l'amidon, mais influenceraient nécessairement aussi leur pouvoir de fixation des matières colorantes, en le renforçant. Rappelons-nous que c'est grâce à leurs incrustations que les fibres de jute ont acquis les mêmes propriétés que les fibres de coton fortement mordancées.

Ces diverses considérations nous porteraient à écarter délibérément toute la question de l'existence d'une couche externe autonome, si nous n'en étions empêchés par le phénomène qui se produit, lorsqu'on procède avec précaution à la «gélification» des grains d'amidon. Ceux-ci, dans ces conditions, se transforment, comme on sait, en vésicules remplies de liquide; le fait est connu depuis longtemps, mais Beyerinck vient de rappeler tout récemment l'attention sur lui.

Dans les préparations qui ont été soumises à une ébullition relativement courte, puis refroidies, elles se présentent sous l'aspect d'utricules un peu affaissées sur elles-mêmes, qui se contractent visiblement lorsqu'on ajoute des électrolytes; de la sorte, ils se séparent du milieu ambiant, au sein duquel ils se déposent, en diminuant en même temps de volume; Beyerinck a observé ce phénomène dans tous ses détails et d'une manière systématique dans ses études de «sédimentation».

Si l'ébullition se prolonge, les parois vésiculaires s'amincissent rapidement et deviennent mucilagineuses; dès ce moment elles ne sont plus visibles, ni à l'oeil nu ni au moyen d'instruments, que pour une incidence bien déterminée de la lumière, à cause de leur pouvoir réfringent très faible. Elles ne tardent pas à se désagréger en petites particules, qui ne sont plus visibles au

microscope, dans les conditions habituelles; elles n'en peuvent pas moins, cependant, exercer encore une influence considérable sur le degré de viscosité. Nous nous en étions aperçu déjà précédemment et nous avons eu l'occasion de confirmer le fait, d'une façon plus précise, quand nous avons découvert le moyen de rendre ces objets visibles; voici comment nous avons procédé. On commence par déposer sur le verre porte-objet une grosse goutte de la pseudo-solution; puis, sur la même lamelle, on place une goutte plus petite d'une solution concentrée d'un électrolyte. Ouvrons maintenant l'iris tout large, puis manoeuvrons le bouton du diaphragme jusqu'à ce que les rayons lumineux, tombant obliquement, fassent ressortir fortement le relief. En ce moment nous amenons sous l'objectif les deux gouttes en contact l'une avec l'autre, au moyen d'une aiguille très fine; il faut avoir bien soin d'opérer avec la plus grande prudence, de manière à ce que la largeur du passage ainsi établi entre les deux gouttes reste microscopique. Cela peut réussir dans certains cas. On voit alors, immédiatement, les utricules, devenues tout-à-coup nettement visibles, se déplacer tout en se contractant et traverser le passage étroit, au milieu d'un courant de matière granuleuse; cette dernière, de son côté, est devenue plus dense à la suite de son contact avec la solution d'électrolyte, et plus visible à cause même du mouvement régulier et ordonné auquel elle prend part.

Du fait que ces très fins éléments mobiles ne sont devenus visibles qu'après addition d'un électrolyte, nous pouvons conclure tout-de-suite que la contraction des utricules closes est un phénomène du même ordre: il doit être plutôt de nature chimico-colloïdale que de nature osmotique[1]; et cette manière de voir se trouvera encore confirmée quand nous aurons constaté que les non-électrolytes (sucre, urée, alcool etc.) n'exercent

[1] D'après l'interprétation exposé par Katz dans la dissertation (Over het oudbakken worden v. h. brood . . . Amsterdam 1917), 2e partie, p. 116, ce serait précisément la tension osmotique qui jouerait un rôle important dans le gonflement des utricules de l'empois. Le lecteur trouvera, dans ce travail, de bonnes figures relatives à ce phénomène.

qu'une action bien faible sur cette contraction et que les utricules sont très perméables pour les colloïdes, pour le tannin par exemple.

Le moment semble venu de chercher à répondre à ces questions: De quoi ces utricules sont-elles composées? Sont-elles identiques avec la couche externe, hypothétique? Quel rapport existe-t-il, éventuellement, entre cette couche externe et les utricules? Nous devons, pour y arriver, examiner d'un peu plus près l'origine, la composition et les propriétés des parois vésiculaires; ce sera l'occasion de reprendre et de réexaminer les diverses hypothèses — auxquelles nous avons fait allusion déjà précédemment — qui ont été proposées relativement à la nature de la couche externe.

§ 4. Origine des parois vésiculaires.

Les phénomènes qui se déroulent au cours du gonflement des grains d'amidon ont été assez exactement représentés par Nägeli (l. c. pl. XIII) et par Kraemer[1]. Les premiers signes qui se manifestent sont mieux représentés par Nägeli: c'est, notamment le gonflement progressif de la partie du grain qui est la plus éloignée du hile, et qui prend finalement la forme d'une massue; par contre cet auteur n'a pas bien rendu un autre phénomène que nous avons observé bien des fois, et chez tous les amidons que nous avons eu l'occasion d'étudier; ce phénomène, Kraemer a tenté de le représenter (fig. 6), mais, visiblement, sans le comprendre: c'est la déchirure en zig-zag qui se produit dans la paroi des lamelles situées plus à l'intérieur. Ce fait est dû, à notre sens, à ce que les couches externes s'imbibent rapidement, et se distendent fortement; il s'ensuit que la longueur de leur diamètre augmente; comme le gonflement s'opère, en ce cas, plus rapidement que la diffusion des liquides

[1] Kraemer. The structure of the starch grain. Botan. Gaz., 1902, XXXIV, 341.

vers l'intérieur, les portions internes ne peuvent suivre le mouvement: il se produit alors des déchirures suivant des lignes régulières, séparant les parties internes des lamelles extérieures, qui se dilatent. On peut faire les mêmes constatations, lorsque le gonflement s'opère moins rapidement: la diffusion de l'eau, même dans ce cas, ne suit que lentement. Il se produit, de la sorte, une sorte de vide dans ces grains et la partie qui se distend s'aplatit, à la manière d'un ballon de caoutchouc dont on retire le gaz. Si l'on examine la préparation sous un éclairage oblique, la ressemblance est frappante. Lorsque le gonflement est modéré, les grains arrondis, de petit volume, rappellent des globules sanguins; dans les grains à moitié adultes, seule la portion élargie en massue est aplatie; quant à ceux qui ont été vidés complètement de leur contenu, ils nous apparaissent sous la forme d'utricules aplaties. Peu à peu, ils se remplissent d'eau, et reprennent alors leur aspect normal.

Le procédé le plus facile pour observer ces phénomènes consiste à plonger pendant un instant dans un tube à essai, contenant de l'eau bouillante, une petite quantité d'amidon de pomme de terre ou de *Canna* tenu en suspension; de cette façon, la «gélification» ne se fait pas complètement et l'empois obtenu n'a pas l'aspect vitreux. Il est assez étonnant que ces faits aient échappé à tous les chercheurs qui nous ont précédé. Nägeli va même jusqu'à affirmer que ce sont les portions internes qui gonflent le plus rapidement, et qui parviennent finalement à rompre les couches externes, plus lentes à se dilater; se seraient alors les couches internes qui se répandraient au dehors. Nous avons assisté bien des fois au gonflement de l'amidon, sans jamais avoir pu observer ce phénomène.

Nous pouvons, maintenant, comprendre clairement comment se forme la paroi de la vésicule. Les parties externes du grain se distendent; elles se détachent en même temps de la masse centrale, ou restent adhérentes à celle-ci; dans l'un comme dans l'autre cas, il se produit un vide à l'intérieur du grain; l'eau chaude, ou tout autre liquide que l'on aurait utilisé pour faire

gonfler l'amidon, est donc aspirée, pour ainsi dire, à l'intérieur. En traversant cette paroi, elle enlève à celle-ci et entraîne avec elle les substances dispersibles; il en résulte que, lorsque la gélification sera achevée, la membrane ne se composera plus que des éléments difficilement solubles provenant de différentes parties des grains, et notamment des lamelles les plus résistantes; tous ces éléments se trouveront agglutinés en une masse homogène.

La paroi vésiculaire serait composée, de la sorte, par les membranes dont il a été question ci-dessus (chap. II), agglutinées ensemble; il s'ensuit que c'est en analysant celles-ci que nous arriverons à résondre le problème relatif à la distribution de l'acide phosphorique dans le grain.

§ 5. Composition de la couche externe et des parois vésiculaires.

Plusieurs chercheurs ont, avant Beyerinck, attiré l'attention sur la présence dans l'amidon de très faibles quantités d'azote combiné; Beyerinck toutefois fut le premier à considérer cet azote comme partie intégrante du grain d'amidon, et non comme des traces d'impuretés provenant de restes des cellules, dont on n'avait pu se débarrasser. Nous avons fait allusion, dans la préface, au rôle de cette albumine, car c'est sous cette forme que Beyerinck se figurait l'azote combiné; nous avons également dit un mot de l'hypothèse d'après laquelle cet azote serait localisé dans la couche épidermique. Beyerinck lui-même s'est rendu compte, d'ailleurs, des inconvénients inhérents à cette manière de voir; on ne s'explique pas bien le comment et le pourquoi de ce déplacement continuel de l'albuminoïde vers la périphérie des grains en voie de croissance; il en est de même encore des résultats de ses analyses, qui ne donnent pas un pourcentage d'azote nettement différent pour les parois vésiculaires isolées des grains d'amidon gélifiées, et pour l'amidon cru, complet.

Beyerinck a cru, néanmoins, pouvoir maintenir son hypothèse; c'est pourquoi il nous a semblé utile de vérifier celle-ci par d'autres voies, et d'essayer notamment, par l'emploi de réactifs colorants des albuminoïdes, d'en déterminer éventuellement la localisation sous le microscope. Ces essais ne nous ont, malheureusement, donné aucun résultat. Parmi les diverses réactions par coloration connues, trois seulement nous ont paru utilisables dans le cas qui nous occupait.

La réaction de Krasser est basée sur la coloration rouge que prend l'albumine, en présence d'une solution alcoolique d'alloxane; l'essai que nous avons fait sur l'amidon de la pomme de terre resta toujours absolument négatif, même lorsque nous prolongions l'opération pendant longtemps.

Le réactif à la ninhydrine d'Abderhalden fut essayé sur l'amidon de pomme de terre en voie de gélification; cet amidon possède, comme on sait, une couche externe plus épaisse que n'importe lequel des autres, et devrait, par conséquent, contenir la plus forte proportion d'albumine; ce réactif ne nous donna qu'un empois épais, d'une coloration verdâtre faible. Quant au réactif de Millon, employé sous forme concentrée, nous l'avons préparé en faisant dissoudre, au bain-marie, quelques cristaux de nitrite de sodium dans une solution saturée de nitrate mercurique; ce réactif nous a donné une coloration nettement rose. Ces deux dernières réactions fournissent donc un résultat faiblement positif, mais il ne nous fut pas possible de déterminer si les colorants produits par ces réactions sont distribués d'une façon homogène à travers les grains. L'interprétation que nous avons donnée plus haut de l'origine des parois vésiculaires est de nature à énerver les objections soulevées par Beyerinck même; d'autre part, nous devrions dans ce cas abandonner l'idée d'une «couche externe», attendu que l'azote serait distribué uniformément dans tout le grain. Quant à la preuve apportée par Unna, en faveur de l'hypothèse de Beyerinck, nous l'avons réfutée déjà au § 2.

Dans tous les cas, cette hypothèse, quoique improbable, est

cependant plus intelligible que celle de Jentys. On ne voit pas bien, notamment, comment les grains peuvent être tannés, si le suc cellulaire ne contient pas de tannin. Voilà cependant le cas qui se présente dans les stolons de la pomme de terre. L'amidon que ces organes contiennent, nous nous en sommes assuré, est tout aussi inattaquable par la diastase que celui du tubercule; nous n'avons, cependant, jamais réussi à déceler la présence de tannin dans le suc cellulaire des stolons, tandis que nous en avons trouvé dans le tubercule. La présence constante du tannin dans la substance du plastide est, au surplus, extrêmement improbable pour peu que l'on veuille tenir compte de l'antagonisme prononcé qui existe entre l'action du tannin et celle des ferments dont parle Jentys, et d'autre part, du fait que les grains résistent, à tous les stades de leur croissance; il faudrait donc qu'ils fussent protégés par une couche externe incrustée de tannin pendant toute la durée de leur développement. Nous avons réexaminé, d'après la méthode indiquée par Jentys, l'amidon des tubercules de pomme de terre que nous avions préparé en prenant toutes les précautions que nous avons déjà exposées plus haut. Le suc cellulaire, au moment où il devient libre, fut dilué immédiatement au moyen d'une grande quantité d'eau, et on ne le laissa d'ailleurs que le moins longtemps possible en contact avec les grains. Nous n'avons pu en isoler aucun produit donnant des réactions colorées avec F_2Cl_3; il est donc probable que Jentys aura utilisé de l'amidon qui se sera souillé en absorbant du tannin au cours de la préparation.

Pour étudier de plus près les parois des vésicules, au point de vue de l'origine de la lamellation (cf. notre chap. II), nous avons estimé que la méthode Gatin-Gruzewska ne pouvait donner de bons résultats; car il nous est impossible de prévoir quel sera l'effet produit sur l'éther de l'acid phosphorique par l'emploi successif d'un alcali fort et d'un acide. Nous avons donc utilisé la contraction que subissent les vésicules sous l'influence des sels minéraux; parmi ceux-ci, nous avons fait choix de $CaCl_2$, parce que des expériences comparatives de sédi-

mentation avaient prouvé que ce sel agit le mieux en solution diluée, contrairement aux observations faites à ce sujet sur de nombreux sels inorganiques; Madme Gatin-Gruzewska, d'autre part, a montré que l'eau de chaux précipite l'amylopectine.

Nous avons mélangé 75 gr. d'amidon de pomme de terre, pur, préparé par nous-même, avec la plus petite quantité possible d'eau distillée; le mélange, nous l'avons ensuite versé, en ayant soin d'agiter constamment, dans 5 litres d'eau distillée à 90° C. Après gélification, la température était de 80°. L'examen microscopique nous fit voir que les vésicules avaient fortement gonflé, tout en restant encore nettement reconnaissables comme telles. Nous avons alors refroidi rapidement le liquide dans l'eau froide, et, lorsque la température fut redescendue à 30°, nous y avons ajouté un volume tel d'une solution de chlorure de calcium, que la teneur du liquide en $CaCl_2$ fut de 0,25%. Après avoir agité énergiquement le liquide avec du toluol, nous l'avons enfin mis en réserve dans un vase de verre cylindrique étroit.

Lorsque la précipitation fut achevée, le volume du dépôt était de 160 centim. cub. Celui-ci fut lavé, à plusieurs reprises, par décantation au moyen d'eau distillée, puis évaporé au bain de vapeur, séché, et enfin pilé.

La teneur de ce précipité en P_2O_5 s'élevait à 0,20%. On pourra constater que ce chiffre est plus élevé d'environ 50% que celui qui correspond à la teneur en P_2O_5 de la substance primitive ($P_2O_5 = 0,14\%$): les membranes résistantes contiendraient donc effectivement plus d'acide amylophosphorique; la divergence n'est, toutefois, pas aussi importante que ne semblaient le faire prévoir les propriétés de ces membranes, si différentes de celles des autres parties des grains d'amidon. L'agglutination, que nous avons étudiée au chapitre II, dépendrait donc, principalement, d'une distribution par zones des métaux K et Ca; il est néanmoins possible qu'il y ait d'autres causes encore de ce phénomène.

Nous pouvons, jusqu'à un certain point, considérer la substance sécrétée par le plastide comme une solution colloïdale

concentrée d'amylose et d'acide amylophosphorique; il convient, d'autre part, de tenir compte des forces qui agissent à la surface de pareilles solutions; ces forces sont capables d'opérer des modifications importantes dans la couche limitante, qui se traduisent éventuellement par la formation de membranes solides, plus ou moins résistantes.

D'après le théorème de Gibbs on peut prévoir une accumulation de substance solide dans la couche superficielle, si cette substance est susceptible de diminuer la tension superficielle. Tel est le cas de l'amidon, comme l'ont montré les mensurations de Zlobicky[1]. De son côté, Ramsden, étudiant parmi beaucoup d'autres substances l'amidon (en solution aqueuse à $^1/_4$%), constata la formation à la surface de celle-ci d'agrégats mécaniques solides superficiels[2].

Pour notre part, nous préférons employer l'expression de «couche superficielle visqueuse»; car on doit se figurer, nous semble-t-il, ces surfaces comme tout-à-fait différentes de la couche qui se forme à la surface des solutions de fuchsine: cette dernière se déchire facilement et se laisse traverser par une goutte d'eau qui tombe; elle présente alors des fissures radiales que l'on peut rendre visibles par certains procédés spéciaux, quand le liquide est incolore[3].

Lorsqu'un plastide, après avoir sécrété une certaine quantité de substance, suspend ensuite pendant un certain temps ses fonctions, la surface nouvelle qui vient de se former reste au repos pendant quelques heures. Il est tout naturel de croire que, pendant cette période d'inactivité du plastide, les forces molé-

---

[1] Zlobicky. Détermination de la tension capillaire par la méthode des petites bulles. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie 1906. p. 497.

[2] Ramsden. Abscheidung fester Körper in den Oberflächenschichten von Lösungen und „Suspensionen". Beobachtungen über Oberflächenhäutchen, Blasen, Emulsionen und mechanische Koagulation. Zeitschr. f. phys. Chem. 1904, XLVII; 336.

[3] Nagel. Über die Bildung fester Oberflächen auf Flüssigkeiten. Ann. d. Phys. 1909, XXIX; 1029.

culaires vont poursuivre leur action et qu'il va se produire une accumulation des substances les plus actives au point de vue des forces superficielles, telles que les sels potassiques de l'acide amylophosphorique; grâce à leur concentration élevée, ces sels se sépareront bientôt, partiellement, de la solution et conflueront.

Lorsque de la matière amylacée fraîchement formée viendra s'adjoindre aux couches anciennes, elle ne pourra plus modifier ces agrégats résistants, et ceux-ci persisteront dès lors, dans les grains, sous la forme de lamelles résistantes. On peut supposer raisonnablement que le sel calcique de l'acide amylophosphorique est moins actif que le sel potassique de cet acide, au point de vue des forces superficielles: la chose n'est pas improbable, vu la faible solubilité de cet acide et sa floculation en solution concentrée, sous l'influence des ions Ca; cette hypothèse nous fournirait une explication facile de la lamellation moins parfaite de certains amidons, de la résistance et de la fermeté moindres comme de la perméabilité plus grande des membranes dans la composition desquelles entrent ces sels calciques.

---

§ 6. Propriétés des parois vésiculaires.

Les détails donnés ci-dessus, au sujet de la composition de la matière dont est formée la paroi vésiculaire, nous ont montré que les propriétés chimiques de cette dernière seront, tout simplement, celles d'amidon dans son ensemble, et comme telles, on peut donc les considérer comme suffisamment connues. Aussi, ce qui nous occupera actuellement, ce seront plutôt ses propriétés chimico-colloïdales; pour celles-là, nous avons de bonnes raisons de croire qu'elles seront différentes non seulement des propriétés de l'amidon cru, mais également de l'empois d'amidon comme tel; nous avons vu déjà, en effet, que ces membranes ne sont constituées que par les portions les moins solubles de l'amidon. Nous pourrons nous dispenser, d'ailleurs, pour ces mêmes raisons, d'étudier les réactions chimico-colloïdales de

leurs solutions, puisque ces solutions sont identiques à celles de l'amylopectine que nous avons examinées déjà précédemment. Il ne nous restera donc qu'à déterminer les caractères de l'amylopectine (ou matière des parois vésiculaires), à l'état solide ou pseudo-solide; un examen de ses facultés d'absorption est tout indiqué à cet égard. Dans ce domaine, nous ne trouvons quelques renseignements, sur l'absorption de la tannine notamment, que dans le mémoire de Beyerinck, cité déjà à plusieurs reprises. L'absorption d'autres substances par les vésicules de l'empois n'a jamais fait l'objet de recherches; cela est vrai même pour les matières colorantes synthétiques, malgré tout l'intérêt qu'aurait une telle étude; car nous ne savons encore rien, jusqu'à présent, des rapports qui pourraient exister entre la colorabilité de nombreux hydrates de carbone, très voisins l'un de l'autre au point de vue chimique (cellulose, hydrocellulose et amidon sous ses différents aspects).

Beyerinck a montré que lorsqu'on ajoutait du tannin à une «suspension» de vésicules d'empois d'amidon, celles-ci deviennent nettement visibles; à l'intérieur des vésicules, il se forme, en même temps, un précipité qui, souvent, présente le mouvement Brownien. Il est facile de vérifier cette observation, qui se confirme également pour les vésicules provenant de l'amidon de *Canna* et de celui de la tulipe. L'amidon du froment ne se comporte pas de la même manière. Lorsqu'on ajoute du tannin à des vésicules en suspension de cet amidon, sur le verre porte-objet, on ne voit se former aucun précipité gris, opaque, à l'intérieur des vésicules dont les parois restent claires; les contours deviennent au contraire plus foncés, et on ne peut rien apercevoir d'une précipitation qui se ferait à l'intérieur des vésicules. Il semble que les vésicules de cet amidon aient une grande affinité pour le tannin; aussi, la précipitation s'opère-t-elle immédiatement, dans la paroi même, qui devient ainsi imperméable pour la solution colloïdale ambiante. On pourrait supposer aussi bien qu'un précipité pourrait se former dans la paroi poreuse de la vésicule, à la suite du contact qui s'opère

entre la solution d'amylose, très précipitable, qui s'y trouve, et la solution de tannin qui y pénètre de l'extérieur; la formation de ce précipité amènerait alors l'imperméabilité de la paroi.

Cette divergence entre l'amidon du froment et les autres amidons, au point de vue de leurs facultés d'absorption respectives, était cependant difficile à prévoir. Les manuels mentionnent simplement que le tannin précipite l'amidon, sans préciser davantage; on a même basé sur cette précipitation des méthodes de détermination quantitative de l'amidon. Les expériences que nous allons exposer maintenant sont de nature à nous engager à être prudents à cet égard.

Dans le but de vérifier les hypothèses que nous venons de formuler, nous avons examiné le pouvoir d'absorption de solutions à 1 %, que nous avions fait bouillir préalablement pendant 1 heure, à l'égard de solutions de tannin et aussi de baryte; car cette dernière est absorbée également par l'amidon, et est même utilisée dans les déterminations quantitatives; nous avons observé, dans ces conditions, des solutions d'amidon pur, de pomme de terre et de froment. Les empois en furent préparés au moyen d'eau privée d'acide carbonique. La précipitation était obtenue par l'addition, aux solutions d'amidon, de volumes égaux des solutions à 1 % du réactif essayé. Nous résumons les résultats obtenus, dans le petit tableau synoptique suivant.

Solution d'amidon	Solution de tannin	Eau de baryte
de pomme de terre	La solution devient un peu plus opalescente; conservée aseptiquement, elle reste absolument translucide, même après des semaines.	Formation immédiate d'un précipité volumineux, qui se dépose rapidement.
de froment	La solution devient instantanément laiteuse. Formation rapide d'un précipité volumineux.	Pas de précipité, même au bout d'un certain temps; l'opalescence a seulement augmenté quelque peu.

Les réactions que nous résumons ci-dessus sont très caractéristiques et très nettes. Au bout d'une nuit de repos, les précipités fournis respectivement par la baryte et l'amidon de pomme de terre et par le mélange tannin-amidon de froment présentent des volumes identiques; les tubes à essai contenant respectivement les mélanges tannin-amidon de pomme de terre et baryte-amidon de froment ne nous montrent qu'une opalescence peu importante et identique des deux côtés; ces deux amidons se comportent donc de façon opposée, en présence des mêmes réactifs. La grande affinité d'absorption de l'amidon de froment pour le tannin confirme l'interprétation que nous avons donnée ci-dessus des faits observés sous le microscope. La question de savoir d'où provient cette divergence entre ces deux amidons subsiste cependant.

Nous verrons que, pour le pouvoir d'absorption, il en va de même que pour nombre d'autres propriétés de l'amidon; il est lié étroitement à la nature des électrolytes en présence.

Lorsque, à une solution d'amidon pur de pomme de terre, nous ajoutions une trace de $CaCl_2$, puis du tannin, nous voyions se former un liquide blanc, épais, qui se déposait peu à peu. Si avant d'ajouter le tannin nous faisions bouillir le liquide un instant en présence de traces de $CaCl_2$, l'adjonction de tannin, faite après refroidissement complet, produisait immédiatement un trouble abondant, dont la sédimentation etait encore plus rapide; de la sorte, le liquide avait donc acquis, dans ce cas, tous les caractères d'une solution d'amidon de froment. Il suffit de quelques milligr. de $CaCl_2$ pour rendre précipitable tout le contenu d'un tube à essai. Il va sans dire qu'une expérience de comparaison, comportant la même quantité de $CaCl_2$, mais sans amidon, resta absolument claire après adjonction de tannin; c'est la grande pureté de notre amidon de pomme de terre, absolument exempt d'ions Ca, qui est la cause de la netteté de cette expérience; c'est à l'absence de ces précautions spéciales qu'il faut attribuer le fait que ces phénomènes sont restés inobservés jusqu'à ce jour, même dans les recherches quantitatives.

Pour les divergences des réactions en présence de l'eau de baryte, nous ne voyons pas très bien, non plus, à quelle cause on pourrait les attribuer. Il semble cependant qu'il s'agirait ici d'une véritable absorption de $Ba(OH)_2$, dans laquelle la formation du sel barytique de l'acide amylophosphorique ne jouerait aucun rôle; nous avons observé en effet que la solution d'amidon de pomme de terre qui donne instantanément un précipité volumineux par adjonction d'eau de baryte, reste au contraire absolument claire si on l'additionne d'une solution de chlorure de baryum; elle ne se trouble pas, même si l'on y ajoute encore, après cela, de l'ammoniaque exempte d'acide carbonique.

Nous devons donc admettre que $Ba(OH)_2$ donne réellement des combinaisons par absorption avec l'amylophosphate de potassium, ou avec le composé de Ba qui se forme, temporairement, aux dépens de ce sel; elle n'en donnerait pas, par contre, avec les amylophosphates alcalino-terreux (calcique p. ex.) préexistant dans l'amidon. On se rappellera que ce dernier sel a des propriétés chimico-colloïdales anormales, comme nous l'avons montré déjà suffisamment au Chapitre II. Il se pourrait aussi que les divergences de la dispersité, que nous avons mentionnées au chapitre I, jouent un rôle dans ces phénomènes.

On remarquera aussi, une fois de plus, le rôle important que jouent dans les milieux colloïdaux les ions bivalents; cette influence spéciale se retrouve couramment dans le domaine de la chimie colloïdale; dans le cas de la précipitation de l'amidon par le tannin, le rôle joué par les ions Ca peut être considéré comme frappant à ce point de vue. Cet ion remplit, peut-on dire, dans cette réaction une fonction comparable à celle du mordant dans les procédés de teinture des textiles.

Nous avons fait remarquer, antérieurement déjà, qu'on ne trouve dans les auteurs aucune mention de tentatives de coloration des grains d'amidon «gélifiés», qui auraient été faites au moyen des couleurs d'aniline. Nous avons, au contraire, beaucoup de renseignements sur la colorabilité des grains crus. Outre

ces recherches, qui avaient pour objet principal la structure des grains, des travaux plus ou moins étendus ont été consacrés par Gastine, Fischer et Suida à l'étude de la question de savoir quelles matières colorantes ont de l'affinité pour l'amidon, lesquelles n'en ont pas. Gastine[1] attire, notamment, l'attention sur la grande différence de colorabilité qui existe entre l'amidon de la pomme de terre et de l'arrowroot d'une part, et l'amidon des céréales, des légumineuses et du riz d'autre part. Nous y avons fait allusion déjà, au § 2, à propos des observations d'Unna; il y a d'ailleurs corrélation, à notre avis, entre la manière dont ces divers amidons se comportent à l'égard des colorants et celle dont ils réagissent en présence du tannin. Comme nous l'avons vu ci-dessus, toutes les matières colorantes examinées sont, en effet, basiques, et par conséquent situées aux antipodes du tannin au point de vue des caractères chimico-colloïdaux; et elles présentent précisément des réactions tout opposées à celles du tannin; elles se combinent, par exemple, très facilement avec les amidons exempts de Ca.

Fischer[2] a subdivisé les matières colorantes en trois catégories: celles qui ne sont pas absorbées, celles qui sont absorbées lentement et d'une manière peu énergique, et enfin celles qui sont absorbées rapidement, et complètement, jusqu'à épuisement du liquide. Dans chacun de ces groupes, Fischer prend quelques exemples qu'il étudie spécialement; le total des couleurs ainsi examinées se monta à environ 30. Les résultats obtenus par Suida[3], qui étudia à peu près 70 colorants, en chiffres ronds, ne sont pas absolument d'accord avec ceux de Fischer. Des recherches de ces deux savants, il résulte cependant assez nettement que seuls les colorants basiques (et aussi ceux qui ne sont

---

[1] Gastine. Sur un nouveau procédé microscopique des farines — Compt. Rend. Acad Sc., 1906; CXLII; 1207.

[2] Fischer. Über die kolloïdale Natur der Stärkekörner und ihr Verhalten gegen Farbstoffe. Beih. Bot. Centralbl., 1905; XVIII, 409.

[3] Suida. Über das Verhalten von Farbstoffen gegenüber Stärke, Kieselsäure und Silikaten. Sitzungsber. Akad. Wien. 1904; CXIII 725.

pas trop sulfonés) sont absorbés, contrairement à ce qui se passe pour les matières colorantes acides et les colorants «directs». Ce sont les recherches de Suida qui nous ont paru être les plus exactes.

La manière dont se comportent les colorants directs, c'est-à-dire ceux qui teignent la cellulose «substantivement», est tout spécialement remarquable. Suida en examina plusieurs et les classa tous dans la première catégorie, ce en quoi il est absolument d'accord avec Fischer; le bleu de diamine constitue la seule exception dans le groupe des colorants dérivés de la tétrazobenzidine.

Il semble donc qu'il y ait ici une différence importante entre ces deux hydrates de carbone (l'amidon et la cellulose); différence dont la signification est d'autant plus grande que la nature même de la teinture «substantive» du coton par les colorants directs est jusqu'à présent tout à fait inexpliquée, et reste encore plus obscure que le phénomène de la teinture en général.

Remarquons tout de suite que cette divergence importante entre l'amidon et la cellulose est toute apparente; elle n'a rien à faire avec les phénomènes d'absorption, mais est due uniquement à la structure des grains. Nous en avons acquis la preuve, par hasard, au cours d'expériences d'absorption sur l'amidon cru. Ces expériences furent exécutées à la manière des analyses capillaires, et c'est l'amidon lui-même qui servait de matière absorbante. Nous avions, pour ce faire, tamisé soigneusement notre amidon, puis distribué uniformément dans des tubes étroits, fermés inférieurement par de l'ouate. Les solutions des matières colorantes, que nous voulions examiner, étaient amenées au-dessus de l'amidon au moyen de pipettes.

Les solutions de couleurs basiques présentèrent toutes ce phénomène que nous avions, d'ailleurs, prévu: la formation, au-devant de la solution, d'une zone aqueuse, incolore, qui se déplaçait au fur et à mesure de la descente de la solution dans le tube; les solutions acides descendaient régulièrement tout en colorant l'amidon; la solution du rouge Congo, par contre,

présenta, nous semble-t-il, un phénomène d'absorption négative très prononcée, de sorte que les couches inférieures étaient colorées beaucoup plus intensément que les couches supérieures. L'absorption négative est un phénomène que l'on observe rarement, et on ne pouvait nullement s'attendre à le rencontrer chez une substance qui abaisse, autant que le rouge Congo, la tension superficielle; c'est pourquoi nous avons voulu le soumettre à un examen plus approfondi. Nous avons donc traité l'amidon de pomme de terre par une solution à 1 % de rouge Congo, en quantité exactement suffisante pour obtenir, après centrifugation énergique, une mince couche de liquide surnageante; il apparut alors que ce liquide avait pris une coloration beaucoup plus foncée que celle de la solution primitive; il n'était pas possible, d'autre part, de lui rendre, par dilution, sa teinte primitive. Celle-ci s'était modifiée et avait fait place à une teinte brune. L'addition d'un alcali faisait réapparaître une coloration rouge de la même intensité que celle de la solution dont nous étions parti. On pouvait imiter cette teinte brune en additionnant la solution de rouge Congo pure d'une petite quantité d'acide acétique. Les grains d'amidon n'enlèvent donc pas le rouge Congo à sa solution, mais provoquent la formation de bleu Congo; une expérience de contrôle, exécutée au moyen d'eau distillée, nous montra que les grains d'amidon n'avaient pas abandonné d'acide à la solution. La seule manière d'expliquer ces faits, c'est d'admettre que les produits de la dissociation hydrolytique du rouge Congo sont séparés l'un de l'autre par l'action de l'amidon, par un processus analogue à l'hydrolyse de la membrane[1], étudiée par Donnan; dans ce cas la séparation est opérée, comme on sait, par la présence d'une paroi sémi-perméable, qui laisse diffuser l'un des composants et qui retient l'autre. Dans le cas qui nous occupe, les lamelles résistantes des grains d'amidon se comportent comme les membranes d'un dialysateur, qui laissent passer NaOH et retiennent le rouge Congo.

---

[1] Cf. Donnan, Zeitschr. f. Elektrochemie, 1911, XVII, 572.

La non-coloration des grains d'amidon par le rouge Congo est bien dûe uniquement à l'imperméabilité des parois des grains pour l'ion chromogène; ce qui le prouve, c'est que les grains, dont les lamelles ont été endommagées mécaniquement, prennent une belle teinte rouge, quand on les traite par le rouge Congo. Il est ainsi établi que le degré de dispersité du colorant exerce une grande influence sue la coloration des grains d'amidon; il nous reste, néanmoins, à fournir la preuve qu'il ne s'agit pas d'une particularité propre au rouge Congo, mais que d'autres matières colorantes, à degré colloïdal élevé, présentent les mêmes phénomènes. Il nous sera permis sans doute de supposer qu'en règle générale les expérimentateurs qui nous ont précédé n'ayant pas tenu compte de ce facteur, les résultats obtenus par eux en ont pu être quelque peu faussés et devraient subir, éventuellement, certaines corrections; c'est pourquoi nous avons estimé devoir faire entrer également l'amidon cru dans le cadre de nos vérifications; nous avons eu soin de rendre au préalable les lamelles suffisamment perméables pour les colorants, en broyant finement les grains, de la manière indiquée plus haut. Sous le microscope le pouvoir d'absorption se manifeste le plus rapidement possible, lorsqu'on fait couler latéralement la solution du colorant sur la préparation des grains d'amidon broyés ou sur les parois vésiculaires. Si ce pouvoir d'absorption est positif, on observe une accumulation de la matière colorante dans ces corpuscules; dans la zone de diffusion, où la concentration du colorant est la plus faible, il y a, au contraire, épuisement du bain colorant. Pour nos expériences, nous avons pris dans tous les groupes de la classification des matières colorantes synthétiques.

Le nombre total des matières colorantes essayées s'éleva à 60. Nous avons examiné plus spécialement les colorants directs, dont une vingtaine furent étudiés par nous. Les vésicules d'amylopectine furent préparées par une gélification de courte durée en partant d'amidon de pomme de terre et de froment. Les deux amidons se comportent absolument de la même manière en présence des colorants que nous avons utilisés; dans un seul cas,

il nous a semblé que les vésicules d'amidon de froment se coloraient plus intensément par la deltapurpurine que celles de la pomme de terre.

Nous donnons ci-après un tableau synoptique des résultats obtenus dans nos essais de coloration; le signe + indique que le colorant est absorbé, sans préjuger d'ailleurs de l'intensité de la coloration; le signe — signifie que nous n'avons pu constater aucune affinité de l'amidon pour le colorant.

Colorant	Grains d'amidon endammagés mécaniquement	Vésicules d'amylopectine
Colorants nitrés		
Ac. picrique	—	—
Jaune de Martius	—	—
Jaune de Naphton S.	—	—
Colorants azoïques		
Col. Monoazoïques		
Hélianthine	—	—
Orange G.	—	—
Chrysoïdine	+	—
Brun de Bismarck	+	—
Crocéine orange	—	—
Ponceau 6 R.	—	—
Bordeaux G.	—	—
Col. diazoïques		
Crocéine brillante	+	+
„Tuchrot"	—	—
Ecarlate de Biebrich	très faible	très faible
—		
Jaune brillant	+	+
Chrysophénine	+	+
Jaune direct.	+	+
—		
Benzo-rouge	+	+
—		
Benzo-azurine	—	—

Colorant	Grains d'amidon endammagés mécaniquement	Vésicules d'amylopectine
Benzo-bleu 2 B.	+	+
Benzo-orange	+	+
Benzo-olive	+	+
Benzo-purpurine	+	+
Benzo-bleu-noir	+	+
Chrysamine	+	+
Rouge Congo	+	+
Orange Congo	+	+
Purpurine brillante	+	+
Benzo-vert brillant	+	+
Deltapurpurine	+	+
Bleu direct	+	+
Noir direct	+	+
Orange de Toluylène	+	+
Colorants acétoniques		
Col. carbonyliques		
Hématéine	—	—
Acide Carminique NH_4	—	—
Jaune de Quinoline	—	—
Colorants acétonimidiques		
Primuline	—	—
Colorants de l'indigo		
Carmin d'indige	—	—
Colorants Quinoniques		
Col. de l'anthracène		
purpurine (sel potassiq.)	—	—
Cyanine (alcool faible)	—	—
Colorants de la Quinonimide		
Bleu de Crésyle brillant	+	—
Rouge de Magdala	+	—
Bleu de méthylène	+	—
Bleu neuf (Neu blau)	+	—

Colorant	Grains d'amidon endammagés mécaniquement	Vésicules d'amylopectine
Rouge neutre	+	—
Nigrosine	—	—
Safranine	+	—
Colorants de la méthylènequinone (triphénylméthane)		
Erythrosine	+	—
Eosine	—	—
Coralline	+	—
Fuchsine	+	—
Fuchsine acide	—	—
Vert de malachite	+	—
Vert acide	—	—
Vert d'iode	—	—
Violet de Gentiane (violet de méthyle)	+	—
Violet acide	très faible	—
Bleu d'eau	+	—
Bleu de coton	très faible	—
Bleu de toluidine	—	—

Ainsi que le montre ce tableau, le traitement mécanique préalable auquel ont été soumis les grains d'amidon n'a eu d'influence que pour les couleurs diazoïques. Pour tous les autres colorants, la réaction que nous avons obtenue est celle indiquée déjà par Suida; les seules couleurs capables de colorer l'amidon sont les couleurs basiques, qui appartiennent aux groupes du triphénylméthane, de la quinonimide et au groupe monoazoïque. Le gonflement des grains, cependant, supprime cette affinité, comme le montre le tableau; cette particularité est, au surplus, très remarquable, attendu que l'amidon ne perd pas son caractère acide à la suite de la «gélification»; il est probable que son caractère colloïdal ne diminue pas davantage. Les résultats obtenus au chapitre I ne faisaient pas prévoir cette anomalie; il

ne semblerait pas que celle-ci puisse être compatible avec la grande affinité que presque tous les colorants directs ont pour les vésicules d'empois; cette affinité est apparemment plus énergique encore à l'égard des vésicules d'empois qu'à l'égard de l'amidon cru. Quoi qu'il en soit, nous voudrions en conclure que la théorie chimique actuelle concernant la coloration est insuffisante; nous aurions tort de vouloir expliquer celle-ci uniquement en admettant qu'il y aurait formation d'un sel aux dépens de la couleur basique agissant sur un substrat acide.

Le tableau ci-dessus nous apprend encore que, dans la catégorie des couleurs diazoïques, les colorants du groupe du stilbène (jaune brillant et autres), le benzo-rouge véritable (une couleur du groupe acide, iodé), et celles du groupe de la benzidine teignent aussi bien l'amidon cru que l'empois. Seule la benzo-azurine (un dérivé de la tétrazo-anisidine, qui teint bien le coton directement) est inactive, ce en quoi elle se rapproche de la primuline. Ces deux couleurs ont un caractère colloïdal très prononcé, de sorte que cette manière de se comporter s'explique difficilement. Un stade intermédiaire particulier est représenté par les colorants diazoïques secondaires. Ceux-ci ne teignent pas le coton, tandis qu'ils colorent l'amidon suivant une progression ascendante: le «Tuchrot» est complètement inactif, tandis que l'écarlate de Biebrich a pour les grains d'amidon gélifiés ou broyés une affinité faible et que la crocéine brillante exerce sur ceux-ci une action énergique. Suida avait classé ce dernier colorant parmi les couleurs inactives.

Les couleurs du groupe de la benzidine sont de bons colorants, mais leur affinité n'est pas la même dans tous les cas. En outre du rouge Congo et de l'orange Congo, ce sont surtout la purpurine brillante et le bleu direct qui se montrent éclatants dans leurs effets. Dans le cas de grains gonflés unilatéralement (d'un côté seulement) (cf. § 3), ces couleurs ne parviennent pas à pénétrer jusque dans la portion non gélifiée du grain: nous pouvons donc admettre que les lamelles les plus internes demeurent imperméables aux couleurs faiblement disperses. Cette

particularité nous fournit le moyen de faire apparaître nettement ces grains à moitié gélifiés dans les préparations. La safranine, par exemple, colore en rouge intense les portions inaltérées des grains, tandis que la partie qui a gonflé reste incolore. Le rouge Congo, à son tour, donne précisément une belle teinte rouge aux portions gonflées, qui ressortent alors très nettement à côté de la partie non modifiée des grains.

Lorsqu'on colore les grains d'amidon broyés au moyen de colorants appartenant au groupe de la benzidine, c'est bien le côté acide du colorant qui réagit pour amener la coloration; la base qui s'y trouve combinée n'intervient pas, et ne donne lieu à aucune complication des phénomènes; pour le démontrer nous avons utilisé une solution de bleu Congo. Nous avions préparé celui-ci en précipitant le rouge Congo par un acide, puis en lavant le précipité jusqu'à ce qu'il soit capable de former, dans son entièreté, une solution colloïdale. Ce colloïde négatif ne donne pas de produit d'absorption bleu avec l'amidon broyé; il se combine, au contraire, complètement avec l'amidon, sous sa forme rouge: on serait tenté de conclure à la formation d'un sel, plutôt qu'à une absorption mécanique ou électrique, et cela d'autant plus volontiers qu'en présence d'un colloïde positif, tel que l'hydroxyde d'aluminium, le bleu Congo donne parfaitement un précipité bleu. Cette dernière combinaison par absorption devient rouge quand on la chauffe, à la suite, pense-t-on, de la combinaison chimique des composants (Bayliss, 1911). Si l'on voulait conclure de ces faits que le bleu Congo forme avec l'amidon une combinaison chimique véritable, il conviendrait cependant de remarquer que cette combinaison est instable et dissociable par l'eau, si celle-ci est présente en grande quantité; tel est le cas qui se présente pour la combinaison Congo-coton, dans laquelle la couleur ne se fixe définitivement que si on chauffe à 100°, en présence de sels; il se produit là des modifications, inconnues jusqu'à présent, dans les soudures et liaisons chimiques.

Nous avons encore eu l'occasion de constater que si l'on ajoute

préalablement un peu d'oléate sodique à la solution du rouge Congo, le colorant ne réagit plus ni sur l'amidon, ni sur les vésicules: ce fait semble indiquer qu'il existe des cas spéciaux, des particularités dans les phénomènes d'absorption; nous pouvons le rapprocher de l'observation faite par Biltz à propos de l'action de la benzopurpurine sur le coton; cette réaction correspondrait, d'après lui, à une courbe d'absorption identique à celle qui a été observée lorsqu'on utilise des colloïdes minéraux, tels que le bleu de molybdéne ou l'argent[1].

§ 7. Conclusion.

De tout ce qui a été exposé dans les premiers paragraphes du présent chapitre, il résulte clairement que les arguments qui ont été apportés en faveur de l'existence, autour des grains d'amidon, d'une couche externe autonome, résistante, de constitution chimique différant ou non du contenu de ceux-ci, ne peuvent soutenir la critique. Les diverses observations microscopiques que l'on a fait va oir en faveur de cette thèse sont susceptibles d'interprétations différentes. De la même manière, les manteaux en forme de vésicules enveloppant les grains d'amidon en voie de gélification, décrits par Beyerinck, ne doivent pas nécessairement être considérés comme une couche externe fortement imbibée; en y regardant de plus près et en observant soigneusement le processus du gonflement, on voit clairement qu'il ne s'agit ici que d'une confluence des membranes résistantes d'amylopectine, entre lesquelles l'amylose a disparu.

Ces vésicules ayant été très peu étudiées jusqu'ici, nous en avons recherché la composition et les propriétés. La teneur de ces vésicules en acide phosphorique ne se montra pas suffisamment plus élevée que celle qui correspond au grain tout entier, pour que nous puissions en conclure que l'acide amylophosphorique n'existe, uniquement, que dans les lamelles résistantes.

[1] Biltz. Ber. Deutsch. Chem. Ges. 1905; XXXVIII, 2963.

C'est pourquoi il semble préférable de considérer plutôt l'amylopectine comme une forme chimico-colloïdale spéciale de l'acide amylophosphorique, qui se serait produite sous l'influence de certain cations (Chap. I) ainsi que des forces moléculaires superficielles.

Par leurs caractères, les produits de la gélification de l'amidon s'écartent notablement et de l'amidon et de la cellulose. Les couleurs basiques ne manifestent plus aucune affinité pour la matière dont sont formées les parois vésiculaires. Au surplus, nous avons montré qu'il existe réellement des rapports étroits entre l'amidon et la cellulose, par l'observation des réactions des colorants directs à leur égard; ces derniers constituent, comme on l'a vu, de bons colorants pour l'amidon, à la condition que l'on tienne compte de leur dispersité faible, et qu'avant de faire agir les couleurs en question on broye les grains. Nous avons, enfin, étudié l'absorption de la baryte et du tannin. Nous avons constaté que l'absorption du tannin se trouve placée sous la dépendance de la nature des électrolytes en présence et que l'amidon exempt de Ca ne précipite pas. Nous attirons encore l'attention sur ce fait singulier, afin de prévenir les erreurs qui pourraient éventuellement se produire dans les dosages séparatifs.

CHAPITRE IV.

Récapitulation et Résultats.

Un désaccord a pris naissance, au cours de ces dernières années, entre les auteurs, au sujet de la question de savoir si les grains naturels, non modifiés des divers amidons sont attaqués également vite par les solutions d'amylase; ces divergences d'opinion ont été le point de départ d'une série de recherches, que nous avons relatées dans notre introduction; elles confirment la manière de voir des auteurs qui avaient affirmé que les amidons différents, provenant de familles végétales différentes, se comportent de façon très différente l'un de l'autre. Ce point établi, la nécessité se faisait sentir de rechercher d'une façon plus précise quelle était la cause des divergences existant entre les diverses espèces d'amidon à l'égard de cette très importante réaction. Une telle étude était d'un grand intérêt, au point de vue de la biologie comme aussi de la physiologie, car elle devait contribuer à compléter nos connaissances (encore si imparfaites malgré les écrits si nombreux qui y ont été consacrés) dans la question de l'amidon en général.

D'après les opinions généralement reçues, chaque grain d'amidon serait entouré d'une couche réfractaire, qui protégerait le grain contre les influences extérieures; cette couche extérieure serait arrivée, dans les différents cas, à un développement plus ou moins avancé. Des preuves diverses ont été données de l'existence de cette couche; et parmi elles, on a prétendu rendre cette couche directement visible à l'aide des méthodes par coloration; malgré cela, on ne sait rien de certain au sujet de sa constitution.

De la sorte, la matière de la membrane est assimilée tour à tour, par les auteurs, à l'amylose ou à l'amylopectine ou à des incrustations de diverses autres substances (albumines, tannin). Nous avons examiné soigneusement ces diverses interprétations, au Chapitre III; nous avons abouti à cette conclusion que ces soi-disant preuves reposent, en grande partie, sur des erreurs. Si tant est que les grains soient vraiment enveloppés d'une couche résistante, nous n'avons pu réussir à prouver que cette couche différait des lamelles résistantes du même grain, qui correspondent à la structure visiblement stratifiée de ceux-ci; nous n'avons pu conclure définitivement, ni au point de vue des caractères, ni au point de vue de la constitution; il en résulte que les hypothèses de Beyerinck et de Jentys doivent être abandonnées.

Nous avons, d'autre part, trouvé l'occasion d'attirer l'attention sur deux points de vue absolument nouveaux, qui permettront d'étudier la question de l'inégalité des vitesses d'attaque des différents amidons par l'amylase. Nous avons constaté, en premier lieu, que le degré de dispersité de l'amylose, contenue dans les grains d'amidon naturels intacts, est très différent d'une espèce d'amidon à l'autre. Les amidons facilement attaquables par les ferments amylolytiques sont formés d'une matière à dispersion élevée et très active: c'est, notamment, l'amylose qui se colore en bleu pur par l'iode, et qui fait presque complètement défaut dans l'amidon de pomme de terre par exemple; l'amidon de froment contient au moins 10% de cette substance très «disperse». On observe, en règle générale, qu'il existe un rapport de proportionnalité entre la quantité de cette substance et la digestibilité des grains par les ferments. Lorsqu'on prépare les solutions à chaud, cette amylose, à dispersité élevée, disparaît complètement; il n'existe, toutefois, aucun rapport direct démontrable entre la «gélification» proprement dite et l'augmentation de volume des molates dont nous venons de parler. C'est un fait très remarquable et difficile à expliquer que cette modification du degré de dispersité ne se produit qu'en présence des

autres éléments constituants de l'amidon; à l'état isolé, l'amylose à dispersité élevée conserve ce caractère même après ébullition. En attendant, cette modification nous explique suffisamment bien que les empois provenant d'amidons différents puissent réagir avec des vitesses à peu près identiques à l'égard de l'amylase. Nos expériences ont été exécutées sur les amidons de la pomme de terre, du *Canna*, du froment et de la tulipe; la dispersité fut déterminée au moyen d'ultrafiltres, sous la forme de membranes de collodion de perméabilité déterminée; nous avons indiqué à cette occasien une nouvelle méthode de préparation de ceux-ci.

Le deuxième facteur qui a retenu notre attention plus spéciale, c'est la lamellation des grains; ce caractère est très important, non seulement au point de vue de l'attaque par l'amylase, en particulier, mais encore à l'égard de toute la manière d'être et de se comporter de l'amidon en général. La structure lamellaire diffère d'un amidon à l'autre, plutôt par la forme et la nature même que par le nombre des lamelles. Nous avons montré que la visibilité comme aussi la résistance de ces lamelles sont des fonctions de la nature des électrolytes qui entrent dans la composition de l'amidon. Ces électrolytes ne sont pas, en effet, identiques chez tous les amidons; ce seraient, avant tout, les cations qui auraient une influence prépondérante à ce point de vue. L'anion que l'on retrouve dans les cendres est le même pour toutes les espèces d'amidon (PO_4): il joue un rôle très important, car il forme avec l'amidon une combinaison organique, l'acide amylophosphorique, ce qu'on savait d'ailleurs déjà: nous avons toutefois mis en avant l'hypothèse que ce dernier acide n'est pas identique à l'amylopectine (Samec), mais qu'il ne prendrait les caractères de l'amylopectine qu'après s'être combiné avec un cation; ce serait, de plus, la nature de ce dernier qui déciderait des propriétes chimico-colloïdales de l'amylopectine en question. Le cation K amènerait une agglutination facile, et conséquemment une perméabilité moins grande des lamelles; si c'est au contraire Ca, il se produit une floculation poussée plus loin, tandis que l'agglutination est bien moins complète.

Une amylopectine ainsi constituée fournit naturellement des solutions plus troubles, moins visqueuses; les grains se désagrègent plus rapidement et sont plus facilement perméables pour les solutions d'amylase; la corrosion s'opère suivant un schéma différent: il se forme notamment des galeries d'érosion. Nous avons constaté que l'amidon de pomme de terre pur ne contient aucune trace de Ca, tandis que l'amidon de froment pur ne contient pas de K; quant aux autres amidons examinés, ils occupent une place intermédiaire entre les deux premiers, tant au point de vue de la nature des électrolytes qu'au point de vue des caractères. Nous avons émis l'hypothèse que la lamellation doit son origine à une agglutination d'agrégats superficiels; ceux-ci seraient formés, sous l'influence des forces moléculaires, aux dépens des composants des produits de sécrétion du plastide, qui abaissent le plus la tension superficielle; ce phénomène se reproduirait chaque fois qu'une surface, nouvellement formée, se trouve pendant quelque temps à l'état de repos. Il est improbable que les ferments jouent un rôle dans l'apparition de la lamellation, qu'il s'agisse d'ailleurs de ferments amylolytiques ou de ferments coagulants de l'amidon; pour ces derniers nous doutons, au surplus, fortement de leur existence même. Aussi bien nous avons pu donner une autre interprétation de la coagulation de l'amidon: celle-ci devrait être considérée comme une amylolyse qui serait considérablement enrayée.

La nature des électrolytes de l'amidon se montra — contrairement à notre attente — tout aussi décisive au point de vue des propriétés d'absorption de l'amidon, notamment à l'égard du tannin. Nous avons constaté que cette substance ne précipite pas les solutions d'amidon absolument exempt de Ca, alors que les solutions d'amidon qui contiennent Ca donnent, avec ce même réactif, un précipité volumineux. C'est bien la faible quantité de Ca, contenue dans l'amidon (l'amidon de froment contient 0,08% de CaO) qui provoque la précipitation de l'amidon par le tannin; nous avons établi ce fait en ajoutant des traces de $CaCl_2$ à de l'amidon normalement exempt de Ca (nous avions

choisi l'amidon de pomme de terre); on peut obtenir la précipitation en présence du tannin. Nous attirons sur cette particularité l'attention des chimistes-analystes, car cette réaction du tannin est utilisée, comme on sait, pour séparer la dextrine de l'amidon au sein d'une solution.

L'absorption des couleurs synthétiques dépend, dans une mesure moindre, de la nature des cations de l'amidon. On peut cependant se rendre compte, très nettement, de ce que les couleurs basiques ont beaucoup moins d'affinité pour les amidons qui contiennent Ca, que pour ceux qui en sont exempts; par ce caractère, ces colorants se montrent, une fois de plus, les antipodes chimico-colloïdaux du tannin. Nous avons voulu examiner de plus près les propriétés des parois des vésicules d'amylopectine des grains d'amidon gélifiés, ainsi que les rapports qu'elles pourraient avoir avec les grains de l'amidon naturel, non modifié, ainsi qu'avec la cellulose, au point de vue chimico-colloïdal; nous avons étudié, dans ce but, le pouvoir d'absorption pour un grand nombre de matières colorantes.

Ces expériences nous ont permis de constater que les couleurs basiques perdent leur affinité d'absorption pour les grains d'amidon, dès que ceux-ci subissent un commencement de gélification; c'est précisément en ce moment que les colorants appartenant au groupe de la benzidine et du stilbène commencent, au contraire, à se montrer très actifs. L'affirmation que ces colorants «directs» n'ont pas d'affinité pour l'amidon (Fischer, Suida) repose sur une erreur; l'amidon cru lui-même peut être coloré par ces colorants acides, à condition que l'on ait préalablement détruit les grains par quelque procédé mécanique; si l'on néglige cette précaution, l'hydrolyse de la membrane intervient, grâce à l'imperméabilité des lamelles pour l'ion chromogène de ces couleurs, dont la dispersité est relativement faible.

Vu la grande affinité des colorants direct pour l'amidon — sous l'un comme sous l'autre des deux aspects qu'il peut présenter — il est évident que celui-ci est beaucoup plus voisin de la cellulose qu'on ne l'avait cru jusqu'ici.

Table des matières.

page

Introduction 1

Chapitre I. L'amidon naturel, non modifié 8

§ 1. Aperçu général 8
§ 2. Méthode 14
§ 3. Préparation des membranes de collodion sémi-perméables 16
§ 4. Matérial expérimental 19
§ 5. Degré de dispersité des substances extraites par l'eau froide 21
§ 6. Recherches relatives au degré de dispersité des solutions d'amidon soumises à l'ébullition 24
§ 7. Modification de la dispersité à la suite de la formation de l'empois 27
§ 8. Conclusion 30

Chapitre II. La lamellation 32

§ 1. La lamellation 32
§ 2. Electrolytes de l'amidon 38
§ 3. Rôle de l'amylopectine 41
§ 4. Facteurs dont dépend la viscosité de l'amylopectine Origine de la lamellation 47
§ 5. Influence des ferments 53
§ 6. Conclusion 58

Chapitre III. 60

§ 1. Aperçu général 60
§ 2. Coloration différencielle des grains d'amidon . . . 63

page

§ 3. La paroi vésiculaire des grains d'amidon transformés en empois 70
§ 4. Origine des parois vesiculaires 73
§ 5. Composition des parois vésiculaires et de la couche externe 75
§ 6. Propriétés des parois vésiculaiees 78
§ 7. Conclusion 94

Chapitre IV. Récapitulation. Résultats 96

Amsterdam, Laboratoire de physiologie végétale de l'Université.

Die Zostera-Assoziation des holländischen Wattenmeeres

von

A. C. J. VAN GOOR.

(Aus dem Reichsinstitut für biologische Fischereiuntersuchungen in Helder.)

Bekanntlich finden sich hinter unseren Nordseeinseln ausgedehnte Sand- und Schlammbänke zwischen breiteren und schmäleren bis 10 und 20 m durch die kräftigen Ebbe- und Flutströmungen ausgetieften Rinnen und ebenso wie an den seichten Stellen bei den Küsten wächst das Seegras auf diesen Bänken bisweilen über sehr ausgedehnte Flächen. Größtenteils bilden jedoch diese Sand- und Schlammbänke des Wattenmeeres eine Wüste, fast ohne jede Vegetation, wo nur einige Lamellibranchiaten und Würmer sich ernähren und hin und wieder einige spärliche Algen an den im Schlamm versteckten leeren Mya- oder Cardiumschalen eine festere Grundlage finden.

Der Boden der Nordsee mit Ausnahme der Steine ist, wie schon Reinke (1889) auffiel, im Gegensatz zu dem der Ostsee ganz und gar pflanzenlos, die kräftigen Ebbe- und Flutströmungen zerstören jede anfangende Ansiedelung von Pflanzen und ebenso wenig lassen die Strömungen in den Rinnen und auf den meisten Flächen des Wattenmeeres Pflanzen aufkommen. Vielleicht ist jedoch zu erwarten, daß diese Strömungen nach dem Verschluß der Zuidersee im Wattenmeere abnehmen werden und daß dadurch der Pflanzenwuchs sich ausbreiten wird.

Die Gesamtausdehnung der Seegraswiesen zwischen den Küsten Nordhollands und Frieslands und den Nordseeinseln

Texel, Vlieland und Terschelling beträgt jetzt nach roher Schätzung ungefähr 15000 ha. Außer vielen kleineren Wiesen finden sich ausgedehntere nur nördlich von der Insel Wieringen auf dem Balgzand und dem Lutjeswaard, auf Stompe zwischen den als Scheurrak und Doove Balg bekannten Rinnen, und schließlich nördlich vom Scheurrak.

Für meine Untersuchungen habe ich außer den schönen Wiesen auf Stompe besonders die nachfolgenden kleineren Wiesen besucht: bei dem Riepel 4 bis 5 km südlich von Terschelling, bei der Schans von Texel und in der Mok, eine Bucht an der Südküste von Texel, beim Vangdam und auf dem Zuidwal bei Nieuwediep, auf dem Lutjeswaard und bei dem Wierbalg, nördlich von Wieringen, beim Waterkaap und bei Van Ewijcksluis südlich und westlich von derselben Insel.

Die Wiesen der *Zostera marina* finden sich unterhalb des niedrigsten Wasserstandes, bei Flut streben die linealischen Blätter, weil sie in den interzellulären Räumen Luft enthalten, empor und biegen sich in der Stromrichtung um, bei Ebbe bilden an seichten Stellen die an der Oberfläche schwimmenden Blätter ein förmliches Dach.

In den tiefen Rinnen wächst das Seegras nicht, erstens infolge der kräftigen Strömungen und weiter weil durch die Tiefe die Intensität des Lichtes dort zu gering ist. In sehr klarem Wasser hat man *Zostera marina* bis zu 11, ausnahmsweise bis zu 14 m beobachtet, in dem Limfjord wächst sie bis auf 6 m Tiefe, in dem trüben Wasser des Wattenmeeres scheint sie nicht tiefer als 3 bis 4 m unter der Tiefwasserlinie, welche dort nur ungefähr 1 m unter der Hochwasserlinie liegt, vorzukommen. Jedoch findet sich in den Rinnen des Wattenmeeres und in den nördlichen Teilen der Zuidersee (z. B. Enkhuizerzand, Hoornsche Hop) viel totes gesunkenes zusammengetriebenes Seegras, das oft ein förmliches Lager am Boden bildet.

Obgleich das Seegras eine echte Meerespflanze ist, findet es sich auch im Brackwasser. In der Ostsee wächst es noch bei den Alandinseln, wo der Salzgehalt 6 $^0/_{00}$ beträgt. Beim Riepel

fand ich bisweilen beinahe 33 ‰ und südlich von Wieringen dagegen etwa 20 ‰. Weiter südlich findet es sich nur sporadisch an den Küsten der Zuidersee. An der Friesischen Küste wächst es noch beim Roten Klif, Laaxum, Mirns und Tacozijl; östlich von Lemmer wird offenbar der Salzgehalt durch das Yselwasser zu stark herabgesetzt. An der Küste von Nordholland, wo der Salzgehalt größer ist, dringt es auch weiter südwärts vor und findet es sich bei Wervershoof östlich von Medemblik, nördlich und südlich von Enkhuizen, jedoch nicht auf dem den Strömungen stärker exponierten Enkhuizerzand. Weiter wächst es bei Hoorn, Scharwoude, Warder und selbst noch bei Monnikendam und Marken. Es findet sich bei uns deshalb noch bei einem Salzgehalt von ungefähr 10 ‰ und wird dort mit den weniger salzliebenden *Potamogeton pectinatus* L. und *Zannichellia pedicellata* L. zusammen gefunden.

Die nichtblühenden Blättersprosse von Zostera sitzen am Ende der Rhizome und bestehen aus einigen Blättern, im Sommer vier bis sechs, im Winter drei bis vier, welche mit den geschlossenen Scheiden die jüngeren einhüllen und dadurch die jüngsten Blätter mit dem in der Tiefe am Rhizom sich vorfindenden Vegetationspunkt schützen. Die äußeren, ältesten Blätter werden allmählich dunkel und zerbrechlich, der Wellenschlag reißt die Stücke fort und die abgerissenen Blätter werden immer wieder von den jüngeren ersetzt. Dadurch verschieben sich die kleineren Vegetationspunkte, welche zwischen den Blättern neue kleine Sprosse innerhalb des alten Sprosses bilden, immer weiter auswärts, bis sie schließlich Seitensprosse am Rhizom bilden, welche später zu selbständigen Pflanzen werden.

Die blütenbildenden Sprosse sind länger und flach und tragen innerhalb der Blattscheiden die Blütenkolben, welche zwei Reihen Staubfäden und Fruchtknoten tragen, während bei verwandten Arten neben den Blüten noch kleine Blättchen (Retinacula) vorhanden sind.

Anderorts (1920a) habe ich auf Grund der von mir ausgeführten Messungen und Beobachtungen wahrscheinlich machen

können, daß die Seegrassprosse alljährlich nur eine Blätterreihe von 4 bis 7 Blättern erzeugen, welche im Winter von Oktober bis Mai aus den Scheiden der älteren Blätter zum Vorschein kommen, wodurch im Winter die Seegrasfelder eine eigentümliche, auffallende zweifache Färbung erhalten, weil die jungen hellgrünen Blätter dann einen scharfen Kontrast mit den braungrünen älteren bilden. Während Ostenfeld ebenfalls ein jährliches Wachstum von 4 bis 6 Blättern fand, hat Petersen wenigstens für die dänischen Gewässer aus den Knoten des Rhizoms gezeigt, daß sich jährlich mehr als 10 Blätter bildeten.

Weil im Juli und August die Fischer von Wieringen die Seegraspflanzen möglichst dicht am Boden abmähen und in jener Zeit die jungen im Winter hervorsprossenden Blätter schon am Vegetationspunkt gebildet sind, würde das Mähen nicht ohne Gefahr für die Erhaltung des Seegrases an unseren Küsten (1920a, S. 192) sein, wenn es in größerem Umfang betrieben würde, als bis jetzt der Fall war. Für das Wachstum des Seegrases und die Ernährung unserer Nutzfische ist es deshalb ein glücklicher Umstand, daß es vor 1914 nicht gelungen ist, mehr als 600000 kg gemähtes, trockenes Seegras auszuführen, wovon der größte Teil nach Frankreich verkauft wurde. Seit 1915 wurde gar nicht mehr gemäht, weil für das angetriebene Seegras, das nur eine zweite Qualität liefert, mehr als der für das gemähte Seegras festgestellte Preis gezahlt wurde. Jährlich treiben so große Mengen Seegras im Wattenmeere und bei den Küsten umher, daß es mit wenig Mühe an den Deichen gesammelt oder bei der Küste aufgefischt werden kann. Es sind Blätter und ganze Pflanzen, welche während des ganzen Jahres aus den Seegrasfeldern losgerissen werden und durch die in den Interzellulären vorhandene Luft längere Zeit umhertreiben, bis sie schließlich sinken und in den tieferen Rinnen als totes Seegras den Boden bedecken.

Das gemähte oder gefischte Seegras wird ausgebreitet und einigermaßen getrocknet, dann bringt man es in die kleinen Graben, welche auf der Insel Wieringen in großer Menge sich

vorfinden, um das Salz auszulaugen. Bemerkenswert ist es, daß auf der Insel nicht alle Graben dafür gleich gut sind. In den gewöhnlichen Süßwassergraben läßt man es 5 bis 6 Tage liegen, so daß das Salz ganz ausgelaugt ist, jedoch wird es darin nicht ganz schwarz. Es gibt auf Wieringen weitere Graben, wovon das Wasser ein wenig brackig ist und welche eine rotbraune Substanz enthalten, die man „Mürk" nennt und welche, wie ich feststellen konnte, ganz aus Ferrihydroxyd besteht, worin sich Blaualgen[1] und Bakterien vorfinden und in diesen Graben nimmt das Seegras innerhalb eines Tages die gewünschte tiefschwarze Farbe an. Es ist wahrscheinlich, daß die Eisenverbindung auch hier von bestimmten Bakterien aus gelösten Ferrosalzen niedergeschlagen wird, ob jedoch die Farbeveränderung des Seegrases durch diese Bakterien zustande kommt, kann ich nicht entscheiden. Hier muß noch bemerkt werden, daß das schwarze Seegras in den salzigen Mürkgraben nicht so gut ausgelaugt wird und deshalb immer etwas feuchter und schlaffer bleibt als das Seegras aus den Süßwassergraben.

Die Seegraspflanzen sind nicht an allen Fundorten gleich kräftig, man findet Wiesen, wo die Blätter schmäler und kürzer und andere, wo die Blätter breiter und länger sind. In den dänischen Gewässern unterscheidet Ostenfeld darum eine „small-leaved" oder „Sandzostera" und eine „broad-leaved" oder „Mudzostera", welche jede für sich in den verschiedenen Wiesen das Vegetationsbild bestimmen und durch ihr mehr oder weniger Zusammenleben mit Rot- oder Grünalgen ihm zur Aufstellung von vier Vegetationsformen Anlaß gaben, welche ich ebenfalls in unseren Gewässern zurückfand. Die reine Sandzosteravegetation findet sich bei uns z. B. bei dem Riepel, die reine Mudzosteravegetation auf Stompe, wo die Sprossen $1^1/_2$ bis 2 m, die am weitesten hervorragenden Blätter im Nachsommer oft über 1 m lang und 8 mm breit sind. Schön ausgebildete

---

[1] In der von mir mitgebrachten Probe war besonders *Oscillatoria tenuis* Ag. in sehr großer Menge vorhanden.

Rotalgenzosteravegetation fand ich in den tieferen Teilen von Stompe, die Brackwasser- oder Grünalgenzosteravegetation besonders südlich von Wieringen und an den Küsten der südlichen Zuidersee. Diese verschiedenen Vegetationsformen sind durch alle Übergänge miteinander verbunden, so finden wir z. B. bei Nieuwediep zwischen der Zostera viel mehr Grünalgen als auf Stompe und beim Riepel und mehr Rotalgen als bei Wieringen.

Wie schon aus den Namen Mud- und Sandzostera hervorgeht, fand Ostenfeld die erstere Form auf weichem Schlamm-, letztere auf hartem Sandboden. Er fand weiter, daß die kräftigere Entwicklung nicht von der Tiefe sondern vom Boden abhängig ist, weil der Schlammboden mehr organische Substanz als der Sand enthält. Daß diese Auffassung richtig ist, konnte Ostenfeld in dem Großen und im Langeland Belt feststellen, wo er harten Boden mit viel Steinen und darauf eine reiche Algenvegetation fand. Zwischen den Steinen hatte sich dadurch viel organische Substanz angehäuft und auf diesem harten aber fruchtbaren Boden erreichten die Zosterapflanzen die Länge der Mudzostera, nur waren die Blätter ein wenig schmäler.

Auch im holländischen Wattenmeere besteht diese Abhängigkeit vom Boden, während offenbar die Tiefe die Entwicklung wenig beeinflußt. Bei dem Riepel (Terschelling) war in dem harten Sand eine kleine, wenig tiefere Stelle, wo der Boden weich war, weil sich hier feine größtenteils organische Substanzen angehäuft hatten. In dieser wenig tieferen Mulde hatten die Pflanzen sich üppig entwickelt und waren ebenso lang und breit wie das Seegras von Stompe[1]. Ebenso fand ich in der Mok (Texel) die zwei Formen nebeneinander, die schmalblätterige an den harten Stellen, die breitblätterige dort, wo das Wasser ein wenig tiefer, der Boden dadurch weicher war. Die üppigere und schmälere Formen waren hier deutlich durch Übergänge miteinander verbunden.

---

[1] 1920a, S. 188, Tabelle I. Die Probe vom Riepel von 9. September 1915 war aus dieser Mulde genommen, und lieferte ungefähr dieselben Zahlen wie die Probe von Stompe.

Daß die Tiefe nicht die direkte Ursache der größeren Länge ist, war deutlich an den seichtesten Stellen von Stompe, wo der Boden ebenso weich wie an den tieferen und die Zostera ebenso üppig entwickelt ist und ebenfalls auf dem Zuidwal bei Nieuwediep, wo an den weichen Stellen in den bei Ebbe noch ein wenig Wasser enthaltenden Mulden kurze aber sehr breitblätterige Pflanzen von *Zostera marina* wuchsen (1919, S. 433, Tabelle III und IV, Proben 4 bis 6.)

Man darf die Sand- und Mudzostera für Standortsverschiedenheiten halten, denn dort wo die Rhizome einen weichen nahrungsreichen Boden finden, wachsen die Sprossen kräftiger hervor und entsteht die Mudzostera; dadurch ist es auch sofort deutlich, wie beim Riepel und in der Mok beide Formen nebeneinander stehen und die Mudzostera die weichen Stellen besetzt hat.

Außer diesen beiden Standortsverschiedenheiten finden sich bei uns noch zwei schmalblätterige Varietäten von *Zostera marina* L. und eine zweite kleine Art *Zostera nana* Roth. Diese kleineren Formen wachsen an den seichtesten Stellen, welche bei niedrigem Wasserstand trocken liegen und hier findet sich *Zostera nana* gerade an den ein wenig höheren Stellen, wo die nächste Varietät nicht mehr wachsen kann. Ein wenig tiefer steht in den muldenförmigen Senkungen *Zostera marina* var. *stenophylla* A. u. G., welche von Reichenbach (Icones, Bd. 7) als *Z. angustifolia* beschrieben worden ist, jedoch letzteren Namen nicht führen darf, weil von Hornemann in der Flora Danica (Taf. 1501) eine andere Varietät als *Z. marina* var. *angustifolia* Horn. beschrieben war.

Die var. *stenophylla* A. u. G. (= *angustifolia* Rcb.) unterscheidet sich von der typischen *Z. marina* L. durch die schmäleren Blätter, welche nach Ascherson und Graebner nur 2 bis 3 mm breit sind, während die Blätter von *Z. marina* 2 bis 5 mm breit sein sollten. Hierbei muß ich jedoch bemerken, daß ich mehrmals an den kräftigen Zosterapflanzen von Stompe eine Blattbreite von 7 und 8 mm gefunden habe. Drei starke Längs-

nerven sind vorhanden, die beiden äußeren liegen in der Mitte zwischen Mittelnerv und Blattrand. Diese Varietät ist mit der Art durch Übergänge verbunden, so daß man auch breitere und selbst fünfnervige Blätter findet.

Die var. *angustifolia* Horn. ist noch viel kleiner und schmäler und gleicht mehr *Zostera nana* Roth, welche von Hornemann als *Z. Noltii* (Taf. 2041) beschrieben ist. Nach Ascherson und Graebner sind die Blätter der var. *angustifolia* Horn. 1,5 bis 2 mm breit und dreinervig, die seitlichen Nerven, welche bei *Z. nana* hart am Blattrand liegen, sind hier aber ein wenig vom Rande entfernt. Die Stiele der Blütenkolben verjüngen sich nach unten wie bei *Z. nana*. Die Retinacula (Bracteae, kleine umgebogene Ohren), welche sich bei *Z. nana* regelmäßig zwischen den Blüten vorfinden, sind bei der var. *angustifolia* nicht regelmäßig vorhanden. Wahrscheinlich ist sie ein Bastard zwischen *Z. marina* und *Z. nana*, wofür auch die ziemliche Seltenheit und ihr gemeinschaftliches Vorkommen mit den mutmaßlichen Eltern sprechen.

Nicht unwichtig scheint es mir, hier die Aufmerksamkeit auf eine mit den Literaturangaben streitige Abweichung zu lenken. Nach diesen Angaben wechseln in den beiden Längsreihen der Blütenkolben jedesmal ein Fruchtknoten mit einem Staubfaden ab und bei Hornemann (Taf. 2041) für *Z. nana* ebenso wie bei Ascherson und Graebner (1907, S. 30) für *Zostera marina* findet man auch jedesmal einen Staubfaden zwischen zwei aufeinanderfolgenden Fruchtknoten abgebildet. Nach De Lanessan (Assoc. Franç Nantes 1875, S. 690) muß je ein Fruchtknoten mit dem darunterstehenden Staubfaden als eine Blüte betrachtet werden, während das bei *Z. nana* in der Nähe jedes Staubfadens sich vorfindende Retinaculum eine Bractea darstellt. Andere sind jedoch der Meinung, daß jeder Fruchtknoten und jeder Staubfaden eine gesonderte Blüte ist.

Auf den Blütenkolben von *Z. marina* von verschiedenen Fundorten (Riepel, Nieuwediep usw.) und ebenso bei den beiden Varietäten und bei *Z. nana*, welche ich auf dem Zuidwal bei

Nieuwediep gefunden habe, fand ich immer zwischen den Fruchtknoten zwei Staubfäden, wovon jeder nur eine zwei Pollensäckchen enthaltende Theca trägt; und ich habe an ausgewachsenen Blütenkolben in toto, an sehr jungen Stadien mittels Schnittserien feststellen können, daß die beiden Filamente der zwei übereinander stehenden Staubfäden gesondert auf dem Blütenkolben stehen. Bei *Z. nana* Roth und *Z. marina angustifolia* Horn. finden sich die Retinacula zwischen den zwei Staubfäden und deshalb steht dort zwischen zwei Retinacula je ein Fruchtknoten zwischen zwei Staubfäden (Textfigur 1).

Fig. 1 a. Fig. 1 b.

Fig. 1 a. Blütenkolben von *Zostera marina* L. var. *angustifolia* Horn.
Fig. 1 b. Idem von *Zostera nana* Roth, 5 ×, Zuidwal bei Nieuwediep.

Eines der Merkmale, wodurch man *Z. nana* von *Z. marina* zu unterscheiden pflegt, ist der eingeschnittene Blattgipfel der ersteren Art. Jedoch fand ich bei *Z. nana* an frischen jungen Blättern die Blattgipfel ebenso genau gerundet wie bei *Z. marina* und nach Sauvageau (Ann. sc. nat. Ser. 7, Vol. 13) entsteht die Einkerbung durch das Absterben der sich am Gipfel befindenden Zellen. Ich fand den eingeschnittenen Blattgipfel bei vielen Blättern von *Z. nana* und *Z. marina* var. *angustifolia* Horn. und ebenfalls bei vielen älteren Blättern von *Z. marina*, auch mehrmals an den jungen Seitensprossen. Hinsichtlich der übrigen Merkmale habe ich keine Abweichungen gefunden.

In ihrer geographischen Verbreitung ist *Z. marina* ganz auf der nördlichen Halbkugel beschränkt. Sie findet sich an allen Küsten Europas, von Island und Lappland bis zum Schwarzen Meere, besiedelt auch die Nord- und Westküsten Kleinasiens, fehlt jedoch an der Nordküste Afrikas. An der Ostküste von Amerika

findet man diese Art von Westgrönland vielleicht bis zu Florida, an der Westküste scheint sie von Alaska bis Kalifornien vorzukommen. Die Angaben von den Nord- und Ostküsten Asiens ebenso wie von Nord- und Südafrika scheinen sehr zweifelhaft zu sein. Die Exemplare aus Japan gehören alle zu einer anderen Art, *Z. pacifica* Watson, welche breitere Blätter (bis 12 mm) besitzt.

Z. nana findet sich südlicher. Sie ist gefunden in Dänemark, an der Westküste von Schweden, in dem Christianiafjord, in der westlichen Ostsee, bei den Ost- und Nordfriesischen Inseln (Buchenau, Knuth) und in England, jedoch nicht im Norden Schottlands. An den Atlantischen Küsten findet sie sich bis zu den Kanarischen Inseln, sie dringt in die Flußmündungen ein, in die Elbe bis Cuxhaven, in die Weser bis Blexen (Buchenau). Sie besiedelt die Mittelmeerküsten, auch die von Nordafrika und Kleinasien und findet sich im Schwarzen und Kaspischen Meere, in welchem letzteren sie die einzige Phanerogame ist. Die Angabe von tropisch Afrika hat sich als irrtümlich erwiesen, sie scheint an den Küsten von Südafrika und Madagaskar vorzukommen, welche Angaben jedoch ebenso wie die japanischen und die von Neuseeland der Bestätigung bedürfen. Von Amerika ist sie nicht bekannt. Weil die Exemplare aus Japan so sehr von der typischen *Z. nana* abweichen, haben Ascherson und Graebner dafür eine neue Art *Z. japonica* aufgestellt.

Zostera marina var. *stenophylla* A. u. G. findet sich wohl überall, wo die Art selbst vorkommt, dagegen ist *Z. marina* var. *angustifolia* Horn. nur an wenigen Orten gefunden. Sie wird angegeben von der Ostküste von Schleswig-Holstein, Jütland und der deutschen Ostseeküste, weiter von Dänemark, Schweden England und Frankreich. Von Knuth (1895) ist sie bei den Nordfriesischen Inseln im Watt bei den Halligen gefunden und nach der ursprünglichen Angabe Hornemanns[1] kommt sie

[1] Flora Danica, Erklärung bei Tafel 1501: „In sinu othinsiensi prope Hofmansgave et in mari septentrionali ad partem occidentalem Jutlandiæ inveni, ubi haec varietas copiosissime occurrit."

ebenfalls an den Nordseeküsten vor, was von Ascherson und Graebner jedoch nicht erwähnt wird. Weiter ist sie von Ascherson in der Nähe von Ombla bei Ragusa gefunden und nach Bennett (Fl. capensis VII, 1897, S. 50) scheint das Exemplar aus Südafrika, welches sich ohne nähere Angabe im Herbar Kew befindet, hierher zu gehören. Dieses sehr zerstreute Vorkommen verstärkt die Meinung, daß es sich bei dieser Varietät um einen Bastard handelt.

Für die Angaben über die Verbreitung innerhalb unseres Landes habe ich das im Reichsherbar in Leiden und in dem Herbar der „Nederlandsche Botanische Vereeniging" vorhandene Material benutzt. Daraus geht hervor, daß *Z. marina* bei uns an den Küsten von Groningen und Friesland, in dem Wattenmeere und den Gewässern von Zeeland beobachtet wurde. Weiter habe ich feststellen können, daß sie in die Zuidersee an der Ostküste bis Tacozijl, an der Westküste bis Monnikendam und Marken vordringt.

Das Vorkommen von *Zostera nana* wird durch das getrocknete Material bewiesen. Im Reichsherbar sind Exemplare von verschiedenen Stellen aus Zeeland, in dem Herbar des Botan. Vereins finden sich außerdem Exemplare von Vlieland und Wieringen, während Vuyck im Prodromus Florae Batavae I S. 1669 diese Art noch von Texel, Schiermonnikoog und Groningen erwähnt. Weiter wächst sie über ziemlich große Flächen auf dem Zuidwal bei Nieuwediep.

Zostera marina var. *stenophylla* A. u. G. ist im Reichsherbar vorhanden aus Zeeland und vom Vangdam bei Texel[1], im Herbar des Botan. Vereins überdies noch von der Küste von Groningen. Auf dem Zuidwal bei Nieuwediep fand ich diese Varietät in großen Quantitäten, an einigen Stellen sehr rein, an anderen durch Übergänge mit der Hauptart verbunden. Sie kommt offenbar mit *Z. marina*, jedoch nur an sehr seichten Stellen vor.

Zostera marina var. *angustifolia* Horn. ist im Reichsherbar

[1] Wahrscheinlich ist der Vangdam bei Nieuwediep hier gemeint worden.

durch kein einziges Exemplar vertreten, die, welche früher als *angustifolia* bestimmt worden waren, sind schon zum Teil von Ascherson selbst in var. *stenophylla* geändert worden und die wenigen Exemplare, deren Namen nicht geändert worden waren, gehören offenbar zu derselben Varietät. Nur zwei in 1873 von Frau Buchenau als *Z. nana* Roth bestimmte von Langeoog und Montpellier (Etang de Thau) herkömmliche Exemplare scheinen mir zu der var. *angustifolia* Horn. zu gehören, weil die Seitennerven ein wenig vom Rande entfernt und die Blätter länger sind als gewöhnlich bei *Z. nana* der Fall ist. Sie besitzen leider keine Blütenkolben. Im Herbar des Botan. Vereins gehörten alle als *angustifolia* angegebenen Exemplare zur var. *stenophylla* A. u. G. (= *angustifolia* Rcb.), kein einziges Exemplar zur Varietät von Hornemann.

Das Vorkommen von *Z. nana* var. *angustifolia* Horn. auf dem Zuidwal bei Nieuwediep habe ich jetzt mit Gewißheit feststellen können. Ich war noch nicht davon überzeugt[1], daß die von mir im Sommer 1915 aufgefundenen Exemplare wirklich zur var. von Hornemann gehörten, obgleich die seitlichen Nerven vom Blattrande entfernt und die Retinacula nicht bei allen Blüten vorhanden waren, was gerade die von Ascherson und Graebner für die Varietät festgestellten Unterscheidungsmerkmale gegenüber *Z. nana*, dem einen der beiden Eltern, sind. Im August 1920 habe ich absichtlich an 10 verschiedenen Stellen auf dem Zuidwal Proben der größten Exemplare von *Zostera nana* ausgegraben und gesondert verpackt in das Laboratorium gebracht. Die genaue Vergleichung ergab, daß neun dieser Proben die Merkmale von *Zostera nana* Roth zeigten, die Seitennerven lagen hart am Rande, die Retinacula waren überall zwischen je zwei Staubfäden vorhanden (Fig. 1b), bei einer Probe jedoch, wo deutlich die Nerven vom Rande entfernt waren, fehlten die

[1] Vergleiche: 1919, S. 436. Wie aus dem Nachfolgenden hervorgeht, muß wahrscheinlich der dort auf S. 437, Fig. 3a abgebildete Blütenkolben von *Z. nana* ebenfalls als zu *Z. marina* var. *angustifolia* Horn. gehörig betrachtet werden.

Retinacula an verschiedenen Stellen der Blütenkolben (wie in Fig. 1 a). Sie ist ohne jeden Zweifel eine Probe von *Z. marina* var. *angustifolia* Horn., deren Vorkommen in Holland hierdurch festgestellt worden ist.

Zwischen der Zostera finden sich auch noch andere Pflanzen. In der eigentlichen Zuidersee kommen in der Brackwasserzosteravegetation *Potamogeton pectinatus* L. und *Zanniehellia pedicellata* L. vor, im Wattenmeere gibt es jedoch keine Phanerogamen; hier sind es die auf den Zosterablättern und zwischen den Pflanzen wachsenden Meeresalgen, welche besonders die Mudzosteravegetation durch ihre vielverzweigten Fäden und Äste in ein dichtes Gebüsch verwandeln können, worin eine große Menge kleiner Tiere Schutz und Nahrung finden. Diese Algen werden von mir bei einer Revision der holländischen Meeresalgen, zusammen mit den anderen Algen unserer Küsten ausführlich berücksichtigt, es scheint mir trotzdem für das Gesamtbild nicht unwichtig, die Arten der Zosterawiesen hier in ihrem Zusammenleben aufzuführen.

Unter den Florideae gibt es einige Arten, welche allerorts im Wattenmeer in den Zosterafeldern vorkommen. Zwei Arten von *Polysiphonia*, *P. nigrescens* (Dillw.) Grev. en *P. violacea* (Roth) Grev., dunkle feine Sträucher, die dickeren verzweigten Stengel von *Gracilaria confervoides* (L.) Grev. und die feinen verzweigten roten Pflanzen von *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag. habe ich in fast allen untersuchten Feldern angetroffen, während *Melobesia Lejolisii* Rosan. überall auf den älteren Blättern eine Menge kleiner unregelmäßiger bis 2 mm großer weißlicher Pünktchen bildet.

Besonders auf Stompe sind die Rotalgen reichlich vorhanden und während das Seegras selbst dort lang und kräftig ist, wird das Gebüsch durch die Menge der Algen noch dichter. Viele Arten, welche ich nur zum Teil in anderen Wiesen gefunden habe, wachsen dort beisammen.

Aus der Gattung *Ceramium* fand ich auf Stompe noch vier andere Arten: *C. tenuissimum* (Lyngb.) J. Ag., *C. strictum*

Grev. et Harv., *C. diaphanum* (Lightf.) Roth und *C. Areschougii* Kylin (= *C. rubrum decurrens* pp.). Vielleicht gehören die Übergänge zwischen *C. Areschougii* und *C. rubrum*, welche ich auf Stompe, am Riepel, im Wierbalg und beim Vangdam im Zosterafeld und außerdem noch angetrieben am Zuidwal gefunden habe, zu *C. rubriforme* Kylin.

Drei sehr feine Arten sind *Callithamnion corymbosum* (Sm.) Lyngb., *Spermothamnion Turneri* (Mert.) Aresch., und *Antithamnion cruciatum* (Ag.) Näg. Erstere wuchs als kleine Sträucher, letztere rasenbildend auf Seegrasblättern, während *Spermothamnion* mehr eine verworrene Watte zwischen und auf den kleineren Algen bildete.

Auf Stompe fanden sich in meiner Ausbeute noch zwei Kalkalgen, *Corallina rubens* L., und *Corallina officinalis* L., welche dort besonders in den tieferen Teilen vorkommen.

Eine kleine Floridee, *Chantransia virgatula* (Harv.) Thur., bedeckt bisweilen andere Algen mit einem roten Anflug und ebenso fand ich hier und dort *Goniotrichum elegans* (Chauv.) Zanard., welche zwar rot gefärbt ist, vielleicht doch zu den Cyanophyceae gerechnet werden muß.

Die Phaeophyceae sind in unseren Seegraswiesen durch nur wenige Arten vertreten, allein einige Ectocarpusarten bilden hin und wieder auf den älteren Seegrasblättern oder in kleineren Exemplaren auf anderen Algen ein sehr dichtes Gebüsch. *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb. auch mit sehr langen haartragenden Sporangien und *E. confervoides* (Roth) Le Jolis sind reichlich vorhanden, bisweilen fand ich *Ectocarpus rufulus* Kütz., welcher für die Nordsee schon längst von Kützing angegeben worden, und vielleicht nicht artverschieden von *E. arctus* Kütz. ist, den ich auf dem Zuidwal bei Nieuwediep jedoch angetrieben aufgefunden habe. Auch diese Ectocarpusarten sind ebenso wie andere rote und grüne Fadenalgen ein wirklicher Schutzort für kleine Tiere z. B. Amphipoden.

Pylaiella littoralis (L.) Kjellm., die auf den im Hafen und an den Deichen festsitzenden Braunalgen eine reiche Vegetation

bildet, habe ich nur sehr selten auf Seegras beim Vangdam beobachtet.

Auf Stompe war noch zweimal ein junges auf *Corallina rubens* wachsendes Exemplar von *Sphacelaria cirrhosa* (Roth) Ag. in der Ausbeute vorhanden und beim Riepel wuchsen an der etwas tieferen die Mudzostera beherbergenden Stelle die langen Fäden von *Chorda filum* (L.) Lamour. zwischen dem Seegras. Ein sehr junges Exemplar dieser Art wurde einmal im Februar bei der Schans von Texel zwischen dem Seegras von mir erbeutet, dagegen muß ein Exemplar von *Laminaria saccharina* (L.) Lamour, welches ich in demselben Seegrasfeld in der Dredge fand, von anderer Stelle dorthin getrieben sein.

Unter den Chlorophyceae spielen besonders die Cladophoraarten im Seegras eine Rolle, bemerkenswert ist es jedoch, daß sie im Gegensatz zu den Rotalgen die Nähe der Küsten und das weniger salzige Wasser bevorzugen. Auf Stompe, weit von den holländischen und friesischen Küsten, habe ich niemals eine Cladophora gefunden, obgleich ich dort sehr viel und in allen Jahreszeiten gedredgt habe.

Am schönsten ausgebildet fand ich die Cladophoraarten in der vielmals von mir besuchten nördlich vom Vangdam bei Nieuwediep gelegenen Seegraswiese. In der Ausbeute zwischen dem Seegras fand ich dort sehr viel *Cladophora utriculosa* Kütz. in schöngrünen Rasen, die feine *Cl. crystallina* (Roth) Kütz. im letzteren Sommer selbst in großer Menge und daneben die var. *bahusiensis* Wittr., während auch *Cl. hirta* Kütz. hin und wieder in der Ausbeute vorhanden war.

Weiter fand ich auf dem Zuidwal und am Vangdam mit anderen Algen aus den Seegraswiesen nebst den genannten *Cl. utriculosa* und *crystallina* mehrmals *Cl. gracilis* (Griff.) Kütz. und *Cl. flexuosa* (Griff.) Harv. und bisweilen *Cl. glaucescens* (Griff.) Harv., *Cl. nitida* Kütz. (= *Cl. trichocoma* Kütz.), *Cl. penicillata* var. *lutescens* f. *longiarticulata* Kütz. (= *Cl. glomerata* f. *flavescens* Hauck) und *Cl. fracta* (Fl. Dan.) Kütz. vom Meere ausgeworfen.

Einige dieser Arten habe ich auch an anderen Stellen in den Seegraswiesen gefunden. *Cl. fracta* ist im weniger salzigen Wasser südlich von Wieringen in großer Menge vorhanden und an der Südküste von Friesland bei Mirns fand ich selbst das Vegetationsbild der Zostera durch die rundlichen Ballen dieser Cladophoraart bestimmt[1].

Eine andere Grünalge, *Chaetomorpha linum* (Müll.) Kütz., welche verflochtene Watten von $^1/_3$ mm dicken steifen Fäden bildet, fand ich sehr viel im Seegrasfeld beim Vangdam und ebenfalls wird sie in großen Mengen an den Vangdam und den Zuidwal angetrieben. Südlich von Wieringen war diese Art ebenfalls in großer Menge vorhanden.

In den Watten von *Ch. linum* fand ich bisweilen auch einige dickere Fäden, welche mit der Beschreibung von *Ch. crassa* (Ag.) Kütz. übereinstimmten und einmal südlich von Wieringen waren in einer Probe dünnere langzelligere Fäden vorhanden, wie sie für *Ch. chlorotica* Kütz. angegeben werden.

Enteromorphaarten habe ich zwischen dem Seegras nicht viele gefunden. Beim Riepel fand ich zweimal einige Exemplare von *Enteromorpha compressa* (L.) Grev. *Enteromorpha plumosa* Kütz. fand ich in den Seegraswiesen bei der Schans von Texel und beim Vangdam, und einmal in großen Mengen angetrieben auf dem Zuidwal.

Sehr feine verworrene Watten bilden die 10 bis 20 μ dicken confervoiden Fäden von *Rhizoclonium*, welche ich beim Vangdam, bei dem Wierbalg und auf Stompe zwischen anderen feinen Algen in der Ausbeute fand. Auf Stompe bildeten diese feinen Watten überhaupt die einzige Chlorophycee, welche mir in die Hände kam, obgleich ich dort in allen Jahreszeiten gedredgt habe. Zwischen den zu *Rhizoclonium riparium* (Roth)

---

[1] Einmal habe ich gemeint, auf dem Zuidwal *Cl. Rudolphiana* (Ag.) Harv. angetrieben gefunden zu haben, genauere Untersuchung und Vergleichung meines gesamten Cladophoramateriales hat mich jedoch überzeugt, daß diese Bestimmung nicht richtig war und der leider (1919 S. 439) von mir schon erwähnte Fund muß deshalb gestrichen werden.

Harv. gehörigen von 16 bis 22 μ dicken Fäden waren auch dünnere bis zu 13 μ vorhanden. Auf Grund der Dicke der verschiedenen Arten von Kützing, welche von Hauck und De Toni als Synonyme von *Rhizoclonium riparium* angegeben werden, bin ich jedoch der Meinung, daß diese dünneren Fäden nicht zur Art *Rh. flavicans* (Jürg.) Rab. (= *Kochianum* Kütz.) gebracht werden dürfen. Nur einmal fand ich bei der Schans von Texel eine Probe, deren 9 bis 14 μ dicke Fäden genau mit der Beschreibung von *Rh. flavicans* übereinstimmten.

Einmal fand ich noch im Seegrasfeld beim Vangdam in der Dredge ein Stück eines Codiums, welche Alge erst seit ungefähr 1900 in Holland gefunden ist (1920b, S. 19). Es ist jedoch nicht unwahrscheinlich, daß dieses Fragment von den Steinen des Vangdams, wo diese Art jetzt reichlich wächst, losgerissen und in das Seegras getrieben worden ist.

Dieses Codium gehört jedoch nicht, wie man bei uns immer geglaubt hat, zu *Codium tomentosum* (Huds.) Stackh. Prof. Dr. K. Rosenvinge in Kopenhagen hatte die Güte, mich anläßlich des Fundes von *Codium mucronatum* J. Ag. im Sommer 1920 in dem Limfjord darauf aufmerksam zu machen, daß möglicherweise auch die holländischen Exemplare zu dieser Art gehören könnten. Die genaue Vergleichung mit den bis jetzt beschriebenen Arten hat mich bald überzeugt, daß unser *Codium* zweifelsohne im Verwandtschaftskreise von *C. mucronatum* gehört, welches in verschiedenen Varietäten in dem Stillen Ozean vorkommt. Ob unsere Exemplare zu der 1912 von Cotton beschriebenen var. *atlanticum* gerechnet werden können, muß, weil die Utrikeln nicht mit Cottons Abbildungen übereinstimmen, dahingestellt bleiben, bis ich sie mit authentischen englischen und dänischen Exemplaren verglichen habe[1].

Schließlich würden diese Betrachtungen über die Zostera-

[1] Diese Vergleichung hat inzwischen ergeben, daß unsere holländischen Exemplare von den englischen und dänischen, welche mir freundlichst von den Prof. Rosenvinge und Cotton geschickt worden sind, nicht unerheblich abweichen. Anderorts werde ich hierüber näher berichten.

vegetation nicht vollständig sein, ohne Hinweis auf die große Bedeutung der Zostera und der Algenvegetation für die Ernährung und Erhaltung der Tierwelt an den Küsten. Für die dänischen Gewässer hat Petersen durch seine schönen Untersuchungen über den Wert der gesamten in bestimmten Abschnitten am Meeresboden vorhandenen Nahrung (Valuation of the Sea) ausführlich die Bedeutung der festsitzenden Meerespflanzen und der pflanzenfressenden Tiere dargestellt und im Anschluß an seine Untersuchungen nebst denen von Blegvad und Rauschenplat habe ich für unser holländisches Wattenmeer gefunden, daß das Seegras bei uns dieselbe Rolle spielt (1919, Rapp. Verh. I, 4). Eine Reihe pflanzenfressender Tiere ernährt sich fast ausschließlich oder zum Teil von den Zosterablättern und den darauf festsitzenden Fadenalgen und Diatomeen welche letzteren durch ihren Fettgehalt neben dem Protoplasma eine vorzügliche Nahrung bilden. Und die pflanzenfressenden Tiere sind es wieder, welche von größeren Tieren gefressen werden und so eine ausgezeichnete Quelle für die Nahrung vieler unserer Nutzfische bilden.

Auch wenn das Seegras gestorben ist und sich in den tiefen Rinnen gesammelt hat, ist es gar nicht nutzlos und ernährt eine etwas andersartige aber gleich reiche Fauna als die Seegraswiesen.

Hier muß weiter aus den Untersuchungen von Petersen, welche er zum Teil zusammen mit Boysen-Jensen ausgeführt hat, die Bedeutung des organischen Detritus hervorgehoben werden. Dieser Detritus besteht aus feinen verwesenden Teilchen der Bodenvegetation namentlich der Zostera und der Meeresalgen. Die Teilchen schweben im Meereswasser und sinken sehr langsam zum Boden, wie Petersen mit seinen Detrituscollectors zeigen konnte. Weiter ist es festgestellt, daß viele Tiere diese feine Substanz als Nahrung aufnehmen.

Von Petersen, Blegvad und Rauschenplat wird auf Grund ihrer Magenuntersuchungen eine ganze Reihe solcher Tiere besonders unter den Krustern, Weichtieren und Würmern

aufgeführt und auch in unseren Seegrasfeldern leben viele dieser Arten. Während ihres Lebens und nach ihrem Tode und schließlich als Detritus liefern deshalb die Zostera und die Algen eine wertvolle Nahrung für die Fische unserer Küste und daß dieser Nutzen sich nicht nur auf dem Wattenmeere beschränkt, sondern auch weit von den Küsten seinen Einfluß geltend machen muß, konnte ich feststellen, als wir in der Nordsee außerhalb der Haaksgründe mehrmals große Mengen totes Seegras am Meeresboden fanden, das gewiß von den Strömungen aus dem Wattenmeere in die Nordsee hinausgeführt worden war.

Literaturverzeichnis.

Ascherson u. Graebner (1896). Synopsis der Mitteleuropäischen Flora, Bd. I. Leipzig, Engelmann, 1896—1898.

— (1907). Potamogetonaceae in: Engler, Das Pflanzenreich, Regni vegetabilis conspectus, IV, II. Ibidem, 1907.

Blegvad (1914). Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the seabottom in Danish waters. Rep. Danish Biol. Station, XXII.

Boysen-Jensen (1914). Studies concerning the organic matter of the seabottom. Ibidem.

Buchenau (1894). Flora der Nordwestdeutschen Tiefebene. Leipzig, Engelmann, 1894.

— (1896). Flora der Ostfriesischen Inseln. Ibidem, 1896.

Cotton (1912). Marine Algae. Clare Island Survey, Pt. 15. Proc. Roy. Irish Acad. Vol. 31.

Van Goor (1919). Het zeegras (*Zostera marina* L.) en zijn beteekenis voor het leven der visschen. Rapp. Verh. Rijksinst. Visscherijonderz. Dl. 1, Afl. 4.

— (1920a). Das Wachstum der *Zostera marina* L. Ber. deutschen Bot. Ges., Bd. 38.

— (1920b). Naamlijst der wieren aanwezig in het herbarium von het Zoölogisch Station Helder, 2e uitgave, 1920, Helder, De Boer.

Grönland (1851). Beitrag zur Kenntnis der *Zostera marina* L. Botan. Zeitung, Bd. 9.

Hornemann (1820). Flora Danica. Bd. 9 en 12.

Knuth (1895). Flora der Nordfriesischen Inseln. Lipsius u. Tischer, Kiel u. Leipzig, 1895.

Kolderup Rosenvinge (1920). Om nogle i nyere Tid indvandrede Havalger i de danske Farvande. Bot. Tidsskr., Bd. 37.

Ostenfeld (1908). On the ecology and distribution of the Grass-Wrack (*Zostera marina*) in Danish waters. Rep. Danish Biol. Station, XVI.

— (1918.) Sea-Grasses. Rep. Danish Oceanogr. Exp. 1908 bis 1910, Mediterr., Vol. II, K. 2.

Petersen (1913). Om Baendeltangens (*Zostera marina*) Aarsproduktion i de Danske Farvande. Mindeskr. f. Japetus Steenstrup, IX.

— (1915). A preliminary result of the investigations on the valuation of the sea. Rep. Danish Biol. Station, XXIII.

— (1918). The seabottom and its production of fishfood, Ibidem, 1918.

Petersen and Boysen-Jensen (1911). Valuation of the sea I, Ibidem, XX.

Rauschenplat (1901). Über die Nahrung von Thieren aus der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Kiel, Bd. 5.

Redeke (1915). Over het wier en de wiervisscherij. Mededeelingen over Visscherij, Dl. 22.

Reichenbach (1845). Icones Florae Germanicae, Bd. 7, Leipzig, 1845—00.

Reinke (1889). Notiz über die Vegetationsverhältnisse in der deutschen Bucht der Nordsee. Ber. deutschen Botan. Ges., Bd. 7.

Vuyck (1916). Prodromus Florae Batavae. Vol. I, Pars IV, Ed. altera. Groningen, De Waal.

SOMMAIRE.

J. J. Lynst Zwikker. L'action des enzymes amylolytiques sur les grains d'amidon naturels, et la structure colloïdale de l'amidon . . 1

A. C. J. van Goor. Die Zostera-Assoziation des holländischen Wattenmeeres. Mit 1 Textfig. 103

Druck von G. Kreysing in Leipzig.

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

publié par

la Société botanique néerlandaise et les
Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam
de Groningue et d'Utrecht et de l'Université
technique de Delft

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt,
Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XVIII. Livraison 2.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art 15 en 16 van de auteurswet 1912.

A. Oosthoek * Utrecht * 1931

A. OOSTHOEK / Editeur / UTRECHT

HUGO DE VRIES
OPERA E PERIODICIS COLLATA

Sous ce titre un
RECUEIL DES MONOGRAPHIES SCIENTIFIQUES
du grand botaniste vient de paraître.

De Vries a fait tant de recherches sur toutes sortes de terrains que beaucoup de biologistes trouveront sans aucun doute dans cet ouvrage un grand nombre d'études qui les intéresseront.

Il va sans dire toutefois que deux catégories de recherches, où *de Vries* a fait œuvre de pionnier, occupent le premier plan: celles sur le turgor et la plasmolyse, qui ont puissamment contribué au développement de la chimie physique, pour autant que celle-ci s'occupe de la théorie des solutions, et celles qui se rapportent au problème de l'hérédité.

De Vries a été incontestablement un des premiers qui aient tâché de continuer l'oeuvre de Darwin, non pas en dressant des généalogies hypothétiques ou en se jetant dans des spéculations philosophiques, mais en faisant des recherches exactement expérimentales au moyen desquelles il comptait pouvoir approfondir les lois de l'hérédité et de la variabilité.

C'est en cela que consiste en tout premier lieu le haute valeur de tout ce que *de Vries* a produit dans les derniers temps.

Les biologistes et les médecins accueilleront sans doute avec joie la publication d'un recueil de ces études, pour la plupart écrites en langue française, anglaise et allemande et qui, parues en majeure partie dans un grand nombre de revues scientifiques, sont des à présent presque introuvables et souvent inaccessibles.

L'ouvrage est complet en 6 volumes, chacun de ± 580 pages, orné de 19 gravures en couleurs et d'un grand nombre de gravures en noir.

Le prix est pour l'ouvrage complet, relié en toile 50 florins.
Les volumes ne se vendent pas séparément.

L'éditeur

UTRECHT. A. OOSTHOEK.

Contribution à la Systématique du Polygonum lapathifolium

par

B. H. DANSER.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

§ 1. But du présent travail.

Dans mes recherches sur le *Polygonum lapathifolium* je me suis proposé comme objectifs:

1°, de distinguer des variétés héréditaires les modifications qui apparaissent sous l'influence des circonstances extérieures,

2°, d'arriver à établir un classement satisfaisant des variétés héréditaires,

3°, de chercher, par la comparaison avec d'autres espèces, à me faire une idée plus exacte et plus complète de la variabilité des espèces en général et de fixer les règles de la classification des variétés et de leur nomenclature.

De nombreuses tentatives ont été faites déjà pour classer les variétés de *Polygonum lapathifolium*; presqu' aucun de ces essais ne distingue suffisamment les variétés héréditaires des formes qui ne le sont pas.

Mon présent mémoire a pour but d'exposer les résultats obtenus dans le domaine des questions 1° et 2° de la liste ci-dessus. Je n'y ai appliqué que partiellement les idées que je me suis faites de la systématique en général et, en conséquence, nous n'y rencontrons pas les objections que l'on peut faire d'après moi à la classification actuellement suivie. Je me suis tenu, autant que faire se pouvait, aux Règles internationales de la Nomenclature botanique de 1910.

§ 2. Méthode employée.

De 1908 à 1910 je me suis borné mon champ d'action à des observations en pleine campagne, ce qui m'a permis d'établir définitivement l'extrême polymorphie du *Polygonum lapathifolium*; j'ai eu, en même temps, l'occasion de constater combien il est difficile de distinguer les variations héréditaires de celles qui ne le sont pas. Cette dernière circonstance m'a décidé, dès 1910, à tenter de résoudre les cas douteux par la méthode des semis; j'ai donc semé, en cette même année, des fruits d'un *Polygonum nodosum* que j'avais remarqué en 1909; en 1911 j'ai étendu ces semis à toute une série de variétés différentes. J'eus à lutter, dès le début de ces expériences, avec certaines difficultés d'ordre technique. Le docteur J. W. C. Goethart, de Leyde, l'ayant appris, m'offrit, au cours de l'hiver de 1911-1912, de faire pour moi les semis des *Polygonum* annuels dans son jardin. Cette proposition aimable me laissait la direction entière des expériences de semis, dont j'assumais toute la responsabilité en en conservant tous les avantages. M. Goethart, de son côté, avait l'occasion de suivre la croissance de mes plantes, et de se former de cette manière une opinion sur la variabilité en général. J'ai accueilli avec empressement ces propositions qui m'épargnaient une grande somme de travail et qui devaient me permettre de m'occuper plus spécialement, dès 1912, de l'examen du genre *Rumex*; en 1911 déjà, mon attention avait été attirée sur ce genre qui m'avait apparu comme très polymorphe. M. Goethart a donc exécuté des semis pour moi en 1912, en 1913 et en 1914. Chaque fois que je mentionnerai ainsi, par la suite, que tel semis à été fait par M. Goethart, il restera bien entendu que l'expérience a été exécutée en réalité par moi: j'ai chaque fois expédié à M. Goethart un lot de fruits, marqué d'un numéro, que mon correspondant a semés, puis repiqués; je me suis de temps en temps rendu à Leyde, pour en noter les résultats, et donner en même temps mes instructions précises quant au traitement ultérieur des plantes. J'ai de plus fait moi-

même de nombreux semis, ou conjointement avec M. Goethart; je l'indiquerai chaque fois dans les textes qui vont suivre.

Les essais de semis dont je viens de parler ne constituent, en aucune manière, de vraies expériences précises sur l'hérédité. Ils m'ont appris néanmoins bien des choses au sujet de la variabilité de l'espèce, qui seraient restées des mystères pour moi si je m'étais borné à de simples observations en pleine nature; mes idées sur la systématique en ont été modifiées profondément. Quant aux fruits utilisés par moi, je les ai, la plupart des cas, recueillis entre les feuilles de mon herbier, parmi les fruits qui s'étaient détachés de la plante que je voulais étudier. Ce procédé, que j'employais afin d'endommager le moins possible mes exemplaires d'herbier, m'exposait d'autre part à n'obtenir que des semis peu probants, par suite de l'introduction possible de fruits étrangers parmi mes fruits. Il est digne de remarque que, dans ces conditions défavorables, j'ai eu bien rarement, dans mes semis, à compter avec cette intervention possible de fruits étrangers; je crois devoir attribuer cette circonstance au fait que le *Polygonum lapathifolium* donne beaucoup de fruits pendant la dessication pour l'herbier: de cette manière les fruits étrangers ne représentent jamais qu'une proportion très faible du nombre total. Quand mes semis auraient présenté une variabilité très grande, il serait évident qu'on pourrait penser que l'intervention de fruits étrangers était la vraie cause de cette variabilité. En fait, cependant, mes semis se sont montrés, en règle générale, remarquablement uniformes et homogènes, tout en étant typiques. Chaque fois que, dans la suite, j'aurai à mentionner des semis polymorphes, j'examinerai quelle est la probabilité de cette intervention de fruits étrangers.

Mes semis n'étaient, généralement, pas très abondants; beaucoup de fruits ne germent pas et souvent d'autres plantes succombent encore, au cours de leur développement, pour diverses raisons. Ces circonstances défavorables sont compensées, d'autre part, par le grand nombre de semis que j'ai faits, et par les résultats très concordants que j'ai obtenus.

Je n'ai pas mentionné les semis (et ce sont les plus nombreux!) dont aucun fruit n'a germé; les raisons de cette absence totale de germinations étaient, en effet, trop évidentes: ou bien les fruits étaient trop vieux, ou bien ils provenaient d'un échantillon d'herbier que j'avais stérilisé jadis au moyen d'une solution alcoolique de sublimé.

---

§ 3. Délimitation de l'espèce Polygonum lapathifolium.

En présence de l'extrême variabilité de cette espèce il n'est guère possible d'en donner une description. Elle comprend tous les *Persicaria* européens annuels à fruits disposés en grappes cylindriques denses, à périgones glanduleux, dont les fruits sont en grande majorité comprimés, lenticulaires, biconcaves, à gaines non ciliées et dont les feuilles possèdent la propriété de devenir tomenteuses, tout au moins dans les stations sèches.

Parmi les *Persicaria* européens annuels, le *Polygonum lapathifolium* se distingue de toutes les autres espèces par ses feuilles tomenteuses; ses périgones glanduleux le différencient de toutes les espèces à l'exception du *Polygonum Hydropiper*; il est caractérisé vis-à-vis de toutes — le *Polygonum Persicaria* excepté — par la forme cylindrique de ses inflorescences. On trouve, il est vrai, mention de temps en temps de formes tomenteuses chez certaines autres espèces européennes du sous-genre *Persicaria*, mais l'existence de ces formes me semble pour le moins douteuse.

Au cours de mes essais de culture j'ai constaté la présence constante, chez le *Polygonum lapathifolium*, d'un caractère qui manque par contre chez les autres *Persicaria* annuels: les cotylédons sont couverts de petites glandes visqueuses.

Les limites de l'espèce *Polygonum lapathifolium* vis-à-vis des espèces européennes voisines semblent être assez nettes. Personnellement je n'ai jamais rencontré de formes intermédiaires; je n'ai pas, davantage, trouvé d'exemples de celles-ci dans les herbiers. Je n'en connais pas d'hybrides stériles. Ces derniers sont mentionnés toutefois dans les auteurs; il semble dans tous

les cas qu'il soient rares; ils n'ont pas été rencontrés, de façon certaine, dans les Pays-Bas.

Il semble bien que le *Polygonum lapathifolium* soit largement répandu hors d'Europe. Les limites de notre espèce vis-à-vis des espèces apparentées sont-elles aussi tranchées dans ces contrées lointaines? Pour autant que je sache, on ne possède jusqu'à présent aucun renseignement à ce sujet. Force me fut donc de faire abstraction de cette partie de la question dans mon essai de subdivision naturelle des formes à moi connues du *Polygonum lapathifolium*.

---

§ 4. Résultats généraux des essais de semis.

Afin de pouvoir exposer clairement pour chaque espèce les résultats de mes semis, tout en m'exprimant le plus brièvement possible, je discuterai dès maintenant globalement les résultats généraux de ces expériences.

Ce qui frappe tout d'abord c'est l'uniformité de presque tous les semis effectués, c'est à dire la grande ressemblance que présentent entre eux tous les descendants d'une plante déterminée. Très exceptionnellement il m'a été donné d'observer des différences appréciables entre ces descendants d'une même plante; et encore puis-je certifier que, dans ces quelques rares cas, les divergences observées reposaient presque toujours, de façon évidente, soit sur une intervention de fruits étrangers, soit sur une hybridation, soit sur une disjonction de deux coloris floraux.

Une autre caractéristique très frappante de notre plante, c'est la façon brusque dont elle se modifie sous l'influence des conditions extérieures; la différence entre les caractères héréditaires et ceux qui ne le sont pas apparut très nette à cette occasion. Un caractère non-héréditaire se modifiait ou disparaissait même brusquement dès la première génération, lorsque les conditions extérieures se transformaient suffisamment; au contraire, les caractères héréditaires se maintenaient aussi typiques chez toutes les plantes issues d'un semis que chez la plante-mère. Dès le

moment où j'avais appris à reconnaître quels caractères étaient constants et lesquels ne l'étaient pas, le rapport de causalité, qui existait entre telle transformation donnée des caractères et la modification concomittante des conditions du milieu, m'apparaissait, d'habitude, très clairement. Jamais je n'ai rencontré le cas de caractères qui avaient subi des transformations notables, sans que je puisse en discerner la cause évidente. J'insiste intentionellement sur ce point, parce que je sais fort bien que, pour d'autres plantes, il en va parfois tout autrement.

L'homogénéité des semis pourrait faire présumer déjà que le *Polygonum lapathifolium* est autogame. C'est ce qui ressort en effet de mes observations. Le pollen est visqueux et n'est pas transporté par le vent; les fleurs contiennent du nectar; les visites d'insectes sont, néanmoins, rares et ne se produisent que dans les endroits où un grand nombre de *Polygonum* se trouvent réunis. Ce sont surtout les syrphides qu'on voit sur les fleurs des *Polygonum*; nous avons toutefois observé, à plusieurs reprises, que de petits bourdons venaient visiter les fleurs. Un fait toutefois est défavorable à l'hypothèse de la fécondation autogame, c'est que les semis provenant de plantes-mères récoltées dans des stations différentes présentent presque toujours entre eux des différences plus ou moins marquées. On connaît en outre des hybrides entre le *Polygonum lapathifolium* et les espèces voisines, et ce fait seul prouve déjà que la fécondation croisée se produit de temps en temps. Il est très probable, dans ces conditions, que des croisements se produisent également entre variétés différentes du *Polygonum lapathifolium*, qui donneraient naissance à des hybrides de variétés; ces derniers doivent probablement se disjoindre, de l'une ou l'autre manière, et reproduire ainsi diverses combinaisons nouvelles des caractères. Nous devons nous représenter, cependant, que ces disjonctions peuvent se répéter pendant longtemps, sans que de nouveaux croisements interviennent; ces croisements n'auraient lieu que de temps en temps. Si nous admettons que les choses se passent réellement ainsi, nous pourrions nous expliquer plus facilement

d'une part l'homogénéité de la plupart des semis, d'autre part les différences que ceux-ci présentent entre eux.

Il est encore digne de remarque que dans certaines circonstances les divergences existant entre les sous-espèces se manifestent relativement nettement, tandis que dans d'autres conditions ces différences apparaissent beaucoup moins nettes. C'est ainsi que dans les stations sèches et stériles presque toutes les variétés en arrivent à se ressembler: les feuilles sont partout étroites et abondamment tomenteuses, les inflorescences sont petites et peu ramifiées, les fruits plus petits. Dans les stations très fertiles les tiges de toutes les sous-espèces deviennent épaisses et lourdes, les feuilles sont grandes, les couleurs moins vives. Dans les endroits ombragés toutes les couleurs — par conséquent aussi les oppositions des couleurs — sont plus vagues. Si l'on veut que tous les caractères se développent pleinement et nettement, on doit cultiver les plantes dans un sol sablonneux moyennement fertile et humide, dans une exposition ensoleillée; on doit laisser entre les plantes une distance suffisante pour qu'elles ne s'ombragent pas les unes les autres et qu'elles ne se gênent pas dans leur développement. L'extrême fertilité du sol comme son extrême stérilité, une humidité ou une sécheresse excessive, un éclairage insuffisant semblent pousser nos plantes vers des états extrêmes qui doivent être très semblables les uns aux autres pour les différentes sous-espèces.

Enumérons maintenant brièvement quels caractères se sont montrés constants, lesquels ont été inconstants.

N'ont pas été constants:

1. La hauteur de la tige et l'abondance plus ou moins grande de sa ramification. Dans chaque variété de *Polygonum lapathifolium* on peut, en choisissant convenablement les circonstances extérieures, faire varier la grandeur des individus; les dimensions de ceux-ci peuvent osciller entre ces deux extrêmes: une petite plante de quelques centimètres de haut, donnant quelques fleurs alors que les cotylédons existent

encore, à tige non ramifiée portant un petit nombre de petites feuilles, et une grande plante, robuste, abondamment ramifiée. Il n'en est pas moins vrai que des variétés différentes, se trouvant placées dans des conditions de milieu identiques, pourront donner des individus de hauteur très différente; une variété est plus disposée qu'une autre à s'accroître en hauteur et à donner des plantes de haute taille.

2. Le port de la plante. Dans presque toutes les sous-espèces j'ai rencontré des individus à tige dressée et d'autres à tige couchée; j'ai constaté que le port de la tige peut être modifié par l'influence des circonstances extérieures. Les diverses sous-espèces diffèrent fort entre elles dans leur prédisposition à donner des tiges dressées ou des tiges couchées. Chez certains types je n'ai jamais observé d'individus à tige couchée; tous donnent, par contre, des plantes à tiges dressées. Il semble que chez les diverses sous-espèces ce ne sont pas les mêmes conditions de milieu qui déterminent la production des tiges couchées.

3. Les noeuds renflés. J'ai constaté que ce caractère peut se manifester chez toutes les sous-espèces; c'est toujours sur un sol fertile et en même temps humide, par exemple le limon de rivière, qu'il apparaît. Il semblerait donc que la formation de ces noeuds renflés exige en même temps un apport abondant d'eau et de nourriture.

4. Gaines fendues ou non. Lorsque les noeuds de la tige s'épaississent ou lorsqu'un rameau latéral fort se développe à l'aisselle des feuilles, les gaines stipulaires correspondantes se déchirent; lorsque les tiges restent minces et ne donnent pas de rameaux latéraux, les gaines restent entières. La déchirure de la gaine constitue donc toujours un caractère secondaire.

5. La dimension des feuilles. Les mêmes conditions de milieu qui font grossir les noeuds caulinaires provoquent également l'agrandissement des feuilles: l'humidité du sol combinée à sa fertilité.

6. L'apparition de poils tomenteux. Les différentes variétés du *Polygonum lapathifolium* n'ont, au point de vue de la présence de poils tomenteux, que ce seul caractère commun: les premières feuilles qui apparaissent immédiatement après les cotylédons sont tomenteuses à la face inférieure et un peu aussi à la face supérieure. Tout le reste dépend, semble-t-il, des conditions du milieu extérieur, et, en première ligne, de l'humidité. Plus le sol est sec, plus le revêtement tomenteux sera important; plus la station est humide, moins il y aura de poils tomenteux. Chez tous les individus l'abondance de ces poils diminue de la base vers le sommet. Certaines plantes, qui apparaissent comme abondamment tomenteuses à l'état jeune, peuvent, dans un stade vital plus avancé devenir tout-à-fait glabres: les feuilles inférieures, tomenteuses, auront péri l'une après l'autre, et auront été remplacées au fur et à mesure par des feuilles plus jeunes, glabres.

Les caractères suivants par contre se sont montrés remarquablement constants:

1. La forme des feuilles. C'est pure fantaisie que de croire que les feuilles pourraient prendre des formes très différentes, au gré des conditions variables du milieu, depuis la forme orbiculaire ou spathulée jusqu'à la forme étroite-lancéolée. Dans la plupart des sous-espèces il apparaît, il est vrai, successivement des feuilles de forme différente; mais ces formes différentes qu'affectent ainsi les feuilles successives produites par un même individu au cours de son évolution constituent précisément un des caractères les plus typiques des sous-espèces. Les conditions extérieures, toutefois, ne laissent pas d'exercer une certaine influence. Dans les stations ou très humides ou très sèches et en même temps stériles les plantes donnent des feuilles relativement étroites.

2. La coloration des divers organes. La couleur des fleurs et la coloration rouge des tiges qui lui est connexe, les anneaux rouges au dessous des noeuds, la présence ou l'absence de points rouges sur la tige, l'intensité de la coloration de la

tache des feuilles et jusqu'à la couleur générale du feuillage constituent tous des caractères très constants; cette constance a été d'ailleurs tout-à-fait inattendue pour moi. La grande humidité fait pâlir un peu les couleurs; une fertilité très grande les fait pâlir un peu plus; les couleurs ne pâlissent fortement que si l'on ombrage les plantes.

3. La présence ou l'absence et la forme des taches des feuilles. Il n'existe, sans doute, aucun caractère auquel on ait reconnu, jusqu'à présent, moins de valeur au point de vue de la subdivision du *Polygonum lapathifolium* qu'à la tache des feuilles. On admet généralement que ces taches sont absolument inconstantes, à tous les points de vue. Mes essais de semis démontrent, au contraire, la remarquable et rigoureuse constance de ce caractère, en même temps que sa grande variabilité d'un semis à l'autre. J'exposerai plus loin, pour chaque sous-espèce en particulier, quelle est la valeur systématique de ces divergences.

Je suis loin d'avoir énuméré d'une façon complète tous les caractères constants et inconstants que j'ai observés; je me suis borné à en citer quelques-uns qui me paraissent très remarquables ou inattendus. Pour un grand nombre de caractères j'ignore encore dans quelle mesure ils sont constants. C'est au cours même de mon étude du *Polygonum lapathifolium* que j'ai pris l'habitude d'observer de plus près toutes espèces de caractères; il n'est pas douteux que si je poursuivais cette étude, mon attention serait encore attirée, de plus en plus, sur de nouveaux caractères constants et non-constants. La recherche de l'influence exercée par les conditions du milieu extérieur constitue déjà, par elle-même, tout un domaine à explorer, qui est loin d'être épuisé, abstraction faite de la valeur des résultats qu'une telle étude peut avoir pour la systématique. Il existe peut-être peu d'espèces végétales qui se prêtent mieux à des recherches de ce genre que le *Polygonum lapathifolium*.

---

§ 5. Subdivision nouvelle proposée pour le Polygonum lapathifolium.

I. **Polygonum nodosum** Persoon (emendatum). Variat inter plantulam parvam et plantam metri altitudine; plerumque altius est quam Polygonum tomentosum, in omnibus partibus purius coloratum, fronde clarius viridi, foliorum maculis nitidius nigris, perigoniis fructiferis basi tantum chlorophyllo viridibus, ergo albis vel laete roseis. Racemi sunt angustiores, ad crassitudinem longiores, laxiores, in caulium apicibus plus vel minus paniculatim dispositi. Fructus plerumque circa 2 millimetra longi, saepe minus lati quam longi, tunc perigonium fructiferum ovatum. Minus ad tomentositatem inclinat quam Polygonum tomentosum, praeterea crescere solet in locis umidioribus, praesertim in argillosis et turfosis, saepe ad flumina.

1. **Polygonum danubiale** Kerner (emendatum). Foliola prima post germinationem, ut in omnibus subspeciebus, anguste lanceolata, folia tamen sequentia mox latiora, breviter elliptica vel suborbicularia, maximâ latitudine in medio longitudinis, vel paulo subeo, vel paulo supereo, apice obtuso vel breviter acuminata, basi rotundata et subito in pedem cuneiformem attenuata, inflorescentiam versus paulatim angustiora, superiora anguste lanceolata. Caulis in locis siccis saepe prostratus est.

   Varietates secundum ocreas:

   a. *hirtulum* De Bruyn. Ocreae pilis brevibus adpresse hirsutae.

   b. *glabrulum* (nova varietas). Ocreae pilis brevibus adpressis carentes.

   Varietates secundum foliorum maculas:

   a. *luscum* (nova varietas). Folia maculâ nigrâ singulâ subsemilunari praedita; in foliis infimis nonnunquam macula geminata, ut in varietate bioculi (tab. I, ic. 1).

   b. *lugubre* (nova varietas). Macula ut in praecedente, sed folia praeterea late nigro marginata (tab. I, ic. 2).

c. *biocule* (nova varietas). Folia maculis binis nigris semilunaribus, oculorum instar, praedita. In foliis superioribus binae maculae parvae vel singula vel nulla (tab. I, ic. 3).

d. *lentiginosum* (nova varietas). Folia inferiora maculis fuscis minimis permultis, lentiginis instar, superiora maculâ singulâ parvâ, summa emaculata (tab. I, ic. 4).

e. *emaculatum* (nova varietas). Folia omnino emaculata.

Varietates secundum internodiorum colorem:

a. *punctaticaule* (nova varietas). Internodia plus vel minus rubro punctata vel lineolata.

b. *impunctaticaule* (nova varietas). Internodia punctis vel lineolis rubris carentia.

Varietates secundum florum colorem:

a. *rubellum* A. Braun. Racemi fructiferi rubelli.

b. *album* A. Braun. Racemi fructiferi albi aut subvirides.

2. **Polygonum syringifolium** (nova subspecies). Foliola prima post germinationem, ut in omnibus subspeciebus, anguste lanceolata, folia tamen sequentia mox latiora, ovata, parte superiore triangulari, parte inferiore semiorbiculari, apice acuta vel acuminata, basi rotundata, subito in petiolum attenuata. Foliorum macula magna, sagittae mucronis instar, folii fere latitudine, dimidio brevior quam folii pars superior triangularis (tab. I, ic. 5). Inflorescentia magis paniculata magisque conferta quam in aliis subspeciebus.

a. *rubellum* A. Braun. Racemi fructiferi rubelli.

b. *album* A. Braun. Racemi fructiferi albi aut subvirides.

3. **Polygonum lanceifolium** (nova subspecies). Folia latissima sunt lanceolata vel late lanceolata, maximâ latitudine in tertiâ parte longitudinis; in locis umbrosis eis Polygoni syringifolii nonnunquam paulo similia sunt, sed tunc notae aliae huius subspeciei absunt.

Varietates secundum ocreas:

a. *hirtulum* De Bruyn. Ocreae pilis brevibus adpresse hirsutae.

b. *glabrulum* (nova varietas). Ocreae pilis brevibus adpressis carentes.

Varietates secundum foliorum maculas:

a. *lunulatum* (nova varietas). Foliorum maculae, si bene evolutae sunt, subsemilunares (tab. I, ic. 6).

b. *lineolatum* (nova varietas). Macula foliorum lineola longitudinalis est in nervo mediano, maculâ parvâ circumdata, in foliis superioribus lineola tantum (tab. I ic. 7).

Varietates secundum internodiorum colorem:

a. *punctaticaule* (nova varietas) Internodia plus vel minus rubro punctata vel lineolata.

b. *impunctaticaule* (nova varietas). Internodia punctis vel lineolis rubris carentia.

Varietates secundum florum colorem:

a. *rubellum* A. Braun. Racemi fructiferi rubelli.

b. *album* A. Braun. Racemi fructiferi albi aut subvirides.

4. **Polygonum oligocladum** (nova subspecies?). Caulis robustus, e basi prostratâ adscendens, simplex usque ad primae paniculae anthesin, postea ex axillis inferioribus ramos simplices emittens, omnes in apice paniculam ferentes. Folia ut in subspecie praecedenti lanceolata sed longiora et magis acuminata. Racemi longius pedunculati, graciliores. Perigonium fructiferum ovatum. Fructus ellipticus, 2 millimetra et $^1/_2$ longus, fere 2 millimetra latus, breviter mucronatus (tabula II).

5. **Polygonum eurybelonum** (nova subspecierum hibrida?). Forma intermedia et probabiliter hibrida inter Polygonum danubiale et syringifolium. Folia ut in Polygono danubiali sed paulo angustiora, maximâ latitudine saepe sub medio et maculâ peculiari Polygoni syringifolii notata (tab. I, ic. 8).

6. **Polygonum stenobelonum** (nova subspecierum hibrida?). Forma intermedia et probabiliter hibrida inter Polygonum syringifolium et lanceifolium. Folia fere ut in Polygono lanceifolio, sed maculâ insigni sagittiformi notata (tab. I, ic. 10).

7. **Polygonum semilatum** (nova subspecierum hibrida?). Forma intermedia et probabiliter hibrida inter Polygonum danubiale et lanceifolium. Folia ut in Polygono danubiali sed dimidio angustiora (tab. I, ic. 9).

II. **Polygonum tomentosum** Schrank (emendatum). Ut Polygonum nodosum magnitudine valde variat, plerumque minus altum est, in omnibus partibus pallidius, fronde flavidâ vel subcanâ (etiam tomento excepto); caules saepe flavidi sunt, foliorum maculae minus atrae, perigonia fructifera fere semper omnino chlorophyllo praedita, eo pallide viridia vel sordide rubella. Racemi fructiferi dense cylindrati, crassiores, ad crassitudinem breviores, plerumque rigidi, raro apice paulo nutantes, nunquam paniculatim dispositi. Fructus circa 3 mm. longus, semper fere tam latus quam longus. Perigonium fructiferum paulo triangulare angulis valde rotundatis. Magis ad tomentositatem inclinat quam Polygonum nodosum, praeterea crescere solet in locis siccioribus, praesertim in arvis arenosis.

1. **Polygonum euryphyllum** (nova subspecies). Folia inferiora breviter elliptica vel suborbicularia, apice rotundata, brevissime acuminata vel subacuta, basi rotundata, subito in petiolum attenuata, maximâ latitudine in medio vel paulo subeo. Folia superiora gradatim angustiora, summa lanceolata.

2. **Polygonum lonchophyllum** (nova subspecies). Folia inferiora ovata vel lanceolata, maximâ latitudine in tertiâ parte longitudinis, apice acuta vel subobtusa, basi breviter cuneata. Folia superiora gradatim angustiora, summa anguste lanceolata.

Varietates secundum fructus superficiem:

a. *somphocarpum* De Bruyn. Fructus superficies valde opaca.

b. *vulgatum* De Bruyn. Fructus superficies nitida vel subopacula.

Varietates secundum colorem internodiorum:

a. *punctaticaule* (nova varietas). Internodia plus vel minus rubro punctata vel lineolata.

b. *impunctaticaule* (nova varietas). Internodia punctis vel lineolis rubris carentia.

Varietates secundum racemorum colorem:

a. *rubellum* A. Braun. Racemi fructiferi e viride rubelli.

b. *album* A. Braun. Racemi fructiferi virides vel albidi.

III. **Polygonum leptocladum** (nova subspecies). Magnitudine, colore pallido, crassitudine racemorum et magnitudine formâque fructuum Polygono tomentoso simile. Habitu omnino differt a Polygono tomentoso et nodoso. Caulis erectus vel in speciminibus magnis basi tantum prostratus. Folia lanceolata vel anguste lanceolata, angustiora quam in Polygono lonchophyllo in iisdem condicionibus crescenti. Foliorum maculae pallidae et inconspicuae. Racemi fructiferi densi, cylindracei, valde solidi, in extremâ tantum maturitate fructus deicens, in mediocri maturitate omnino integri, etiam in herbario; si racemi basi interrupti sunt, florum glomeruli infimi valde remoti. Perigonium magis chlorophyllosum quam in Polygono tomentoso, iam per anthesin magnâ parte vel toto viride; tepala lateralia, fructus marginem aplexura, longiora et apice plus vel minus cucullata. In solo fertili flores ad virescentiam inclinant, racemorum florum inferiorum tepala lateralia transformantur in foliola viridia plurimorum millimetrorum longitudine. Perigonium fructiferum omnino viride sicut folia, circuitu quadratum angulis rotundatis, apice apertum, summum fructum monstrans (vide tabulam III).

IV. **Polygonum mesomorphum** (nova subspecierum hibrida?). Forma intermedia et probabiliter hibrida inter Polygonum

nodosum et tomentosum. Planta plerumque pallida, ut Polygonum tomentosum, foliorum maculae saepe magis atrae, racemi paulo paniculatim dispositi vel non, tenues et laxi ut in Polygono nodoso. Fructus tam longus quam in Polygono nodoso vel paulo longior, formâ ut in Polygono tomentoso. Etiam perigonium ut in Polygono tomentoso, post anthesin omnino pallide viride. Inclinat in tomentositatem ut Polygonum tomentosum.

1. **Polygonum semidanubiale.** Folia intermedia inter eis Polygoni danubialis et lonchophylli.
2. **Polygonum semisyringifolium.** Folia intermedia inter eis Polygoni syringifolii et lonchophylli.
3. **Polygonum semilanceifolium.** Folia lanceolata ut in Polygono lanceifolio.

Varietates secundum internodiorum colorem:

a. *punctaticaule.* Internodia plus vel minus rubro punctata vel lineolata.

b. *impunctaticaule.* Internodia punctis vel lineolis rubris carentia.

Varietates secundum racemorum colorem:

a. *rubellum* A. Braun. Racemi fructiferi e viride rubelli.

b. *album* A. Braun. Racemi fructiferi albidi vel virides.

---

§ 6. Discussion des données bibliographiques.

En 1753 Linné créa le nom de *Polygonum lapathifolium* dans la première édition des Species Plantarum. Que Linné ait désigné sous ce nom la même plante que moi, je ne veux pas le déduire uniquement du texte des Species Plantarum, mais plutôt de la tradition de l'opinion unanime des systématistes anciens, qui étaient certainement très au fait de l'interprétation des ouvrages de Linné. Ce même nom a été utilisé, après Linné, tantôt pour désigner l'espèce collective dans le sens que je l'emploie ici, tantôt il servit à dénommer certaines subdivisions de l'espèce Linnéenne qui tour à tour furent admises ou

rejetées comme espèces valables. Cette raison seule devrait suffire pour nous décider à réserver dans la pratique ce nom, qui est le plus anciennement employé, pour désigner le groupe le plus vaste — quand bien même on arriverait à constater l'existence de plusieurs espèces bien caractérisées à l'intérieur des limites de la grande espèce *Polygonum lapathifolium*. Comme celà n'est guère probable, il nous semble qu'il y aurait avantage à donner au nom *Polygonum lapathifolium* le sens que nous lui attribuons ici.

En 1789 Franz von Paula Schrank décrit un *Polygonum tomentosum*. Certains auteurs mettent en doute que la plante décrite par Schrank soit identique à celle que je désigne sous ce nom; la plupart, cependant, admettent cette identification. On peut m'objecter, il est vrai, que la diagnose donnée par Schrank ne convient pas tout à fait à notre plante; je la considère cependant comme sufisamment précise, vu l'époque. Sinon on ne voit pas bien quelle est la plante que Schrank aurait décrite sous ce nom de *Polygonum tomentosum*.

En 1805 Persoon décrit dans son Synopsis un *Polygonum nodosum*. Si nous mettons en regard la description que Persoon donne du *Polygonum nodosum*, celle du *Polygonum lapathifolium* qui la précède et celle du *Polygonum Persicaria* qui suit, il apparaîtra clairement que Persoon dénomme *Polygonum lapathifolium* la plante que nous appelons *Polygonum tomentosum*; le *Polygonum nodosum* et le *Polygonum Persicaria* de Persoon sont les mêmes plantes que je désigne encore sous ces noms. A propos du *Polygonum lapathifolium* il écrit: «Habitat promiscue cum sequente» (c. à. d., probablement le *Polygonum Persicaria*) «pro cuius varietate ut plurimum habetur, spica pallida et pedunculis scabris destinctum.» Et à propos du *Polygonum nodosum* il pose la question: «An a Persicaria specie diversum?» Persoon connaissait donc nettement les plantes que nous appelons *Polygonum Persicaria*, *Polygonum nodosum* et *Polygonum tomentosum* et il considérait le *Polygonum nodosum* comme plus voisin du *Polygonum Persicaria* que

du *Polygonum tomentosum*. Le nom de *Polygonum tomentosum* de Schrank lui était aussi connu, mais il ne le mentionne que comme une forme tomenteuse de *Polygonum Persicaria*. Si cette dernière forme était assez répandue, cette opinion mériterait d'être examinée; mais l'existence d'une forme tomenteuse de *Polygonum Persicaria* est très improbable et cette plante est, dans tous les cas, excessivement rare; c'est pourquoi il me semble plus indiqué de considérer le *Polygonum Persicaria incanum* de Persoon comme une forme de *Polygonum tomentosum* à fleurs rouges.

En 1822 Wallroth donna dans ses Schedulae Criticae une courte description du *Polygonum lapathifolium* avec trois variétés:

Polygonum lapathifolium L., floribus hexandris digynis inpaniculam ovato-oblongam congestis, pedunculis scabris, stipulis superioribus tenuissime ciliatis, foliis nervis petiolisque adpresse pilosis, seminibus utrinque impressis, stigmatibus reflexis.

α *acutifolium* W. foliis oblongis utrinque acuminatis.

β *latifolium* W.

γ *angustifolium* W. foliis lineari-lanceolatis, subtus incanis.

Ni la diagnose de l'espèce, ni celle de ces trois variétés ne me permet de comprendre quelles plantes Wallroth a réunies sous cette dénomination de *Polygonum lapathifolium*. On ne saisit pas très bien non plus, quelle est exactement la signification de ces trois variétés. La variété *angustifolium* est certainement une forme de station sèche d'une sous-espèce à feuilles étroites. Quant aux variétés *acutifolium* et *latifolium*, elles se trouvent opposées l'une et l'autre comme un type à feuilles étroites à un type à feuilles larges; les essais de semis ont prouvé que ces deux types sont constants. Toutes les indications données par cet auteur sont trop vagues pour pouvoir servir de base à un classement. Pour la variété *latifolium*, Wallroth ne donne même aucune espèce de description.

En 1824 Alexander Braun fit connaître ses idées sur le *Polygonum lapathifolium*; de la diagnose qu'il donne des va-

riétés de cette plante il résulte qu'il réunissait sous ce nom le *Polygonum nodosum* et le *Polygonum tomentosum*. Après avoir appelé l'attention sur les nombreuses formes de cette espèce (il ne distingue pas les formes héréditaires de celles qui ne le sont pas) il ajoute: «Alle vorkommende Formen lassen sich füglich unter 3 Abarten bringen.» Il énumère ensuite les 4 variétés suivantes: α *ovatum*, β *lanceolatum*, γ *viride* et δ *incanum*, tout en remarquant, au sujet de cette dernière: «Verdient kaum als Varietät aufgezählt zu werden». Je pourrai donc, dans ma critique de la subdivision d'Alexander Braun négliger la variété δ. La variété *viride* de Braun correspond évidemment à notre *Polygonum tomentosum;* ses variétés *ovatum* et *lanceolatum* représentent donc probablement — à elles deux — notre *Polygonum nodosum*, mais si on les considère à part, aucune des deux n'est nettement définie. La solution la plus probable me semble résider dans l'admission des équivalences suivantes: α *ovatum* = *Polygonum danubiale* (+ *Polygonum syringifolium* ?), β *lanceolatum* = *Polygonum lanceifolium*. Je puis comprendre que Braun ait présenté sa variété *incanum* comme identique à la variété *angustifolium* de Wallroth; je me demande par contre comment il a pu identifier sa variété *ovatum* aux deux variétés de Wallroth, *acutifolium* et *latifolium;* je n'y peux découvrir aucune raison logique. Quoi qu'il en soit, il semble bien que Braun ait, d'une façon générale, aperçu assez clairement quelles variétés sont héréditaires et lesquelles ne le sont pas. Il connaissait notre *Polygonum tomentosum*, qu'il opposait à deux types foliaires du *Polygonum nodosum*. Il connaissait l'existence du nom *Polygonum nodosum*, mais il n'a jamais compris, semble-t-il, à quelle plante exactement cette dénomination s'appliquait; à la suite de sa description de la variété *ovatum* il ajoute, en effet, en guise de synonyme: «*P. nodosum Pers.*?» Par contre Braun ne connaissait pas le nom de *Polygonum tomentosum*. Il conviendrait donc de ne plus utiliser les noms de Braun: ses variétés *ovatum* et *lanceolatum* ne peuvent être identifiées avec aucune sous-espèce constante dé-

terminée; le nom *viride* doit être rejeté parce que la dénomination *Polygonum tomentosum* est plus ancienne; de même, nous ne pouvons admettre la variété *incanum*, car celle-ci n'est qu'une forme déterminée par la station, et qui apparaît régulièrement chez toutes les sous-espèces, dès que les conditions de milieu le favorisent; je le démontrerai plus tard. Remarquons enfin que Braun, tout en dénommant ses variétés, caractérise encore celles-ci, indiquant la couleur des fleurs, au moyen des noms *rubellum* et *album*; je ne peux qu'approuver cette pratique, alors que la plupart des auteurs négligent, bien à tort selon moi, de signaler ce caractère, qui se transmet héréditairement de semis.

En 1832 Reichenbach décrivit, dans sa Flora germanica excursoria, pour la première fois un hybride entre le *Polygonum nodosum* et le *Polygonum tomentosum* et lui donna le nom de *Polygonum Lapathifolio-nodosum*. Je n'ai pas vu la diagnose authentique, mais chez De Bruyn on trouve la citation suivante: «Caule adscendente-elato, foliis lanceolatis attenuatis undulatis, ochreis integris, racemis compactis terminale-paniculatis, crassis, virentibus.»

Si cette diagnose est vraiment celle de Reichenbach, on n'en peut pas conclure si le *Polygonum Lapathifolio-nodosum* de cet auteur est synonyme du *Polygonum mesomorphum*. Cette question n'a, d'ailleurs, aucune influence sur la nomenclature, car les noms d'hybrides, composés de ceux des espèces parentes n'ont pas la valeur d'un nom binaire dans la synonymie.

Koch comprend sous la dénomination de *Polygonum lapathifolium* nos deux sous-espèces *Polygonum nodosum* et *Polygonum tomentosum*. Il emploie bien aussi ces deux derniers noms, mais ils ne désignent, chez lui, que des variations extrêmes: l'une des deux est une forme à feuilles tomenteuses à la face inférieure, l'autre en est une à noeuds caulinaires fortement renflés. Koch ne donne, d'ailleurs, aucun sous-classement du *Polygonum lapathifolium*.

Parmi les contributions les plus importantes qui aient été

publiées relativement à la systématique du *Polygonum lapathifolium* il faut compter celles de mon compatriote De Bruyn; ces études sont malheureusement à peu près inconnues à l'étranger, probablement parce qu'elles sont écrites en néerlandais. Ce n'est pas parce qu'à la suite de longues études De Bruyn se serait formé une opinion aussi modérée qu'exacte sur les espèces complexes, que les travaux, consacrés par lui aux Polygonacées néerlandaises, sont importants. De Bruyn s'est occupé pendant un temps trop court de ces études et les conclusions qu'il en a tirées étaient malheureusement un peu hâtives. Il n'en reste pas moins vrai que ces travaux de De Bruyn s'élèvent de beaucoup au dessus du niveau de la plupart des travaux de ses contemporains, notamment lorsque l'auteur considère comme évident qu'il faut séparer les variétés à caractères constants par le semis des formes déterminées par les conditions du milieu, et lorsqu'il ajoute que le meilleur moyen d'y arriver est de faire des semis des plantes à étudier. C'est là un fait qui me frappa dès la première fois que je pris connaissance des mémoires de De Bruyn et l'exemple donné par cet auteur me servit désormais de guide dans le cours ultérieur de mes propres recherches.

De Bruyn a publié trois mémoires sur le *Polygonum lapathifolium*. Le premier, rédigé en 1847, parut en 1848; le second, écrit en 1848, ne parut qu'en 1851; quant au troisième, à en juger d'après les modifications apportées dans le classement des variétés, il doit être postérieur à 1848, et fut publié en 1850, notamment dans le résumé des opinions de De Bruyn sur les Polygonacées néerlandaises, inséré dans la première édition du Prodromus Florae Batavae. C'est donc ce dernier travail que nous devons considérér comme l'expression définitive des idées de De Bruyn sur ce sujet: je ne mentionnerai les deux premiers articles que lorsqu'ils complètent et expliquent le troisième.

Remarquons tout d'abord que De Bruyn ne songe pas à réunir en une seule espèce le *Polygonum tomentosum* et le *Po-*

lygonum nodosum; il ne tient aucun compte des variétés établies par Wallroth et par Braun. Il fait même mention, comme nous verrons plus loin, d'un hybride stérile entre les deux espèces mentionnées. Notre *Polygonum tomentosum* porte, tout d'abord, dans son système le nom de *Polygonum lapathifolium*, plus tard celui de *Polygonum pallidum* Withering «daar door sommige schrijvers onder dezen naam» (c. à. d. *Polygonum lapathifolium*) «eenige, door andere als bepaalde soorten aangegevene, vormen worden begrepen, en alzoo deze soortsnaam meer dan ééne collectieve beteekenis heeft» [«parce que certains auteurs utilisent ce nom (*Polygonum lapathifolium*) pour désigner l'ensemble de certaines formes, que d'autres considèrent comme de vraies espèces indépendantes, de sorte que ce nom spécifique peut s'entendre dans plus d'une signification collective»]. De Bruyn connait le nom de *Polygonum tomentosum*, mais il ne considère la plante ainsi désignée que comme une forme tomenteuse du *Polygonum Persicaria*.

Je fais suivre ici le classement adopté par De Bruyn, tel que je l'ai reconstitué d'après ses différents mémoires.

1. *P. pallidum*, foliis acutiusculis, ochreis tenuissime ciliatis, spicis virgineis fructiferisque conformibus solitariis erectis turgidis obtusissimis, terminali oblonga, lateralibus subsessilibus globosis, pedunculis glanduloso-scabris, *bracteis auriculatis glandulosis, perianthii fructiferi venis elevatis, arcuatis, apice recurvatis anastomosantibus*, seminibus orbiculatis utrinque excavatis, maximis.

   α *vulgatum*, seminibus nitidis.

   a. ramosum, nodoso incrassatum, erecto-patens, ochreis laxis brevibus fissis, foliis latis obtusiusculis.

   b. simplex, aequale, strictum, ochreis elongatis, arctis integris, fol. angustis acutiusculis.

   β *somphocarpum*, seminibus opacis.

Indépendamment des variétés De Bruyn distingue: *rubellum* floribus viride-rubescentibus, *albidum*, floribus viride-albescentibus.

2. *P. nodosum*, foliis acuminatis, ochreis muticis, spicis *virgineis thyrsoideo-conglomeratis*, fructiferis pedunculatis racemosis cylindrico-elongatis, subcernuis, pedunculis scabris, bracteis auriculatis glabris, *perianthii venis prominulis ramosis apice convergentibus*, seminibus vix ovato-subrotundis laevibus, utrinque excavatis.

α *speciosissimum*, spicis turgidis densis, definite discoloribus, floribus et seminibus magnitudine P. pallidi; semper nodoso-incrassatum = P. lapathifolio-nodosum. Ludit floribus luteo-viridibus.

β *vulgatum*, spicis tenuioribus demum strigosis, floribus colore indefinito, seminibus duplo minoribus.

a. genuinum foliis inferioribus latis, breve acuminatis.

1. caule nodoso-incrassato, divaricato-ramoso, ochreis laxis laceris, spicis attenuatis, digitato-conjugatis, divergentibus.

2. caule simplici aequali, ochreis longis integris tenuiter ciliatis, spicis simpliciter racemosis, terminalibus obtusis, subclavatis lateralibus subglobosis, breve pedunculatis.

b. angustifolium erectum, nodis aequalibus, foliis angustis, omnibus longissime acuminatis, spicis simpliciter racemosis, laxe erectis.

c. hirtulum ochreis pilis brevibus adpresse hirsutis.

d. bracteatum ochreis floralibus plerisque in appendices foliaceas exeuntibus.

e. cucullatum laciniis duobus perigonii longioribus cucullato-inflexis.

En outre des variétés De Bruyn distingue encore: *rubellum*, floribus rubellis vel purpurascentibus, *albidum*, floribus albidis, *viride*, floribus virentibus.

Remarquons encore que De Bruyn considère le *Polygonum pallidum* et le *Polygonum nodosum* comme deux espèces distinctes: il mentionne même un hybride de ces deux espèces, qui a le port du *Polygonum nodosum*, mais avec des fruits aussi

gros que ceux du *Polygonum pallidum*, dont ceux qu'il a pu observer étaient d'ailleurs non développés. Mon expérience personnelle me porte à croire, au contraire, que les plantes que l'on doit reconnaître comme les hybrides véritables du *Polygonum nodosum* et du *Polygonum tomentosum* ont un aspect très différent, et qu'elles ne sont pas stériles: je le montrerai plus loin à propos du *Polygonum mesomorphum*. Je pense, d'après la diagnose que donne De Bruyn de son hybride, que cet auteur a eu sous les yeux un exemplaire de grande taille et très florifère du *Polygonum tomentosum*; cette espèce donne assez souvent des fruits imparfaitement développés. S'il s'agissait vraiment d'un hybride stérile, on devrait s'attendre à ce que les fruits présumés avortés se présentent extérieurement avec l'aspect de fruits mal développés; les épis fructifères apparaîtraient plus minces. Or, la diagnose donnée par De Bruyn ne me permet nullement de croire qu'il en est ainsi. Dans son second mémoire De Bruyn considère cette plante comme identique au *Polygonum nodosum speciosissimum* de Fries et la classe, comme je l'écrivais plus haut, parmi les variétés du *Polygonum nodosum*. Une telle pratique, pourtant, n'est pas défendable. Si cette plante était réellement un hybride, il ne pouvait la considérer comme variété du *Polygonum nodosum*; dans le cas contraire, il fallait plutôt, en raison des caractères des fruits, la classer sous le *Polygonum tomentosum*. Je ne connais, pour ma part, aucun *Polygonum* que je puisse identifier avec ce *Polygonum nodosum speciosissimum*. Les échantillons de l'herbier de De Bruyn (incorporé actuellement dans l'herbier de la Société Botanique Néerlandaise) désignés sous ce nom ne sont autre chose que des exemplaires de *Polygonum tomentosum lonchophyllum*. Il y aurait lieu en conséquence de renoncer à la variété *speciosissimum* et de ne conserver au *Polygonum nodosum* que les variétés mentionnées par De Bruyn sous le nom de β *vulgatum*.

Examinons d'un peu plus près le classement du *Polygonum pallidum*. De Bruyn subdivise tout d'abord cette espèce en

deux groupes: α *vulgatum* et β *somphocarpum*. Dans ses deux premiers mémoires De Bruyn donne, comme espèce nouvelle, le *Polygonum somphocarpum*, qui se distingue principalement du *Polygonum lapathifolium* (c. à. d. *pallidum* ou *tomentosum*) par l'aspect très terne des fruits, ainsi que par une série de caractères moins importants. Il constata que cette espèce garde ses caractères lorsqu'on la met en culture. Dans son dernier mémoire (inséré dans le Prodromus Florae Batavae) il semble avoir entrevu (et à juste titre, je pense) que le caractère tiré de l'aspect des fruits ne marche pas nécessairement de pair avec les autres caractères dont il vient d'être question. Le *Polygonum somphocarpum* ne se distinguerait donc plus, en dernière analyse, du *Polygonum tomentosum* que par un seul caractère: l'aspect terne des fruits; on ne pouvait plus, dès lors, le considérer que comme une simple variété. Cette classification, adoptée par De Bruyn, est donc, en soi, parfaitement fondée; je n'ai jamais compris comment il a pu se faire que les ouvrages publiés à l'étranger tels que les Icones Florae Germanicae de Reichenbach ou le Synopsis de Ascherson et Graebner aient pu ignorer ces variétés décrites par De Bruyn, qui sont publiées en latin.

En outre de l'indication des variétés dont je viens de parler, De Bruyn distingue encore ses plantes d'après la couleur des fleurs, au moyen des termes *rubellum* et *albidum*, ce en quoi je ne puis que l'approuver; on peut se demander cependant s'il ne vaudrait pas mieux utiliser, conformément aux règles de priorité, les termes *rubellum* et *album* d'Alexander Braun.

Dans le groupe *a vulgatum*, De Bruyn mentionne encore deux autres formes, qu'il emprunte à Fries. Il ne donne aucun renseignement relatif à la constance des caractères de ces formes; mais la description qu'il en donne évoque immédiatement dans l'esprit l'impression qu'il s'agit de formes adaptées respectivement aux terrains humides et fertiles et aux terrains secs et stériles; il n'y a donc pas lieu, à mon point de vue, de nous en occuper davantage.

Retournons maintenant au *Polygonum nodosum*, et plus spécialement à la variété *vulgatum* de De Bruyn ; celle ci est subdivisée en cinq sous-variétés. Les deux dernières d'entre elles, les variétés *bracteatum* et *cucullatum*, n'ont été observées qu'une seule fois par De Bruyn ; aucun autre auteur ne les a plus jamais retrouvées après lui. Quant à la constance des caractères par le semis, De Bruyn ne nous apprend rien à ce sujet. J'estime, de mon côté, qu'elles doivent être probablement très intéressantes, surtout la première des deux; je ne puis, malgré cela, en tenir compte actuellement dans un classement des variétés; il faudrait auparavant les examiner de plus près et vérifier, notamment, si on ne doit pas les rapporter aux variétés *genuinum* ou *angustifolium*.

Parmi les trois autres variétés, la variété *hirtulum* ne me semble pas très solidement établie. On ne peut, logiquement, l 'opposer aux variétés *genuinum* et *angustifolium*. En outre, lorsqu'on lit les explications données par De Bruyn dans son second mémoire, on constate que la variété en question constitue bien une forme constante par le semis, mais qui ne se distingue de la variété *angustifolium* que par ce seul caractère d'avoir des gaines stipulaires poilues. J'ai observé moi-même des individus présentant ce caractère, appartenant à la variété *genuinum* de De Bruyn (= *Polygonum danubiale*). Il s'en suit qu'il ne peut être question de placer la variété *hirtulum* sur la même ligne avec les variétés *genuinum* ou *angustifolium*: elle doit nécessairement leur être subordonnée.

Les variétés *genuinum* et *angustifolium* sont des sous-espèces bien caractérisées, correspondant respectivement au *Polygonum danubiale* et au *Polygonum lanceifolium*. J'y reviendrai plus tard.

Dans la variété *genuinum*, De Bruyn distingue deux formes, qu'il n'a d'ailleurs pas dénommées. Je suppose qu'elles doivent être comparables aux formes *ramosum* et *simplex* du *Polygonum pallidum*; comme elles ne sont pas dénommées, il n'y a pas lieu d'en tenir compte. Je ne comprends pas comment De Bruyn a pu les considérer comme constantes par semis : j'ai eu l'occasion

d'observer des formes analogues et jamais je n'ai pu constater chez elles de constance héréditaire par semis.

En outre du classement par variétés que je viens d'exposer De Bruyn distingue encore les plantes appartenant au *Polygonum nodosum*, d'après la couleur des fleurs, en *rubellum*, *albidum* et *viride*. Cette dernière variété, se manifestant par la couleur verte des fleurs, était inconnue à Braun: la variété *viride* de ce dernier auteur correspond à notre *Polygonum tomentosum*. La forme à fleurs vertes du *Polygonum nodosum* est très rare. Peut-être sont-ce des exemplaires du *Polygonum mesomorphum* que De Bruyn a ainsi désignés. Quant à moi, je soupçonne, d'une manière générale, tous les exemplaires de cette espèce qui donnent des fleurs vertes, d'être des produits du croisement avec le *Polygonum tomentosum*. Comme, d'autre part, il m'est arrivé à moi-même de rencontrer des exemplaires à fleurs vertes qu'il m'était impossible de ramener au *Polygonum mesomorphum* je ne crois pas pouvoir rejeter cette variété de De Bruyn (voir p. 176). Dans la pratique toutefois, il sera souvent difficile de distinguer la variété *album* de la variété *viride*. Il me faudrait aussi, logiquement, distinguer entre les plantes à inflorescences rouges, contenant ou non de la chlorophylle. C'est pourquoi je me suis décidé à laisser tomber, provisoirement, la variété *viride*.

Grenier, dans la Flore de France de Grenier et Godron (tome III, 1856), comprend sous le nom de *Polygonum lapathifolium* plusieurs formes, parmi lesquelles nos sous-espèces *Polygonum nodosum* et *tomentosum*. Il distingue 4 variétés: α *genuinum*, β *virescens*, γ *nodosum* et δ *incanum*.

Que la dernière variété n'ait pas de valeur pour la systématique, paraît évident par ce qu'en dit l'auteur lui-même: « Feuilles blanches-tomenteuses en dessous. Ce caractère peut se reproduire dans toutes les variétés, comme dans le type.»

La variété γ *nodosum* n'est autre chose que ce que j'ai indiqué sous le nom de *Polygonum lanceifolium*; elle est donc la sous-espèce la plus commune de mon *Polygonum nodosum*.

La variété α *genuinum* est la variété *somphocarpum* de mon *Polygonum lonchophyllum*, car nous lisons dans la diagnose que Grenier en donne: «fruits très grands opaques.» Il est remarquable que Grenier n'ait pas connu le *Polygonum tomentosum* à fruits luisants, que les autres auteurs mentionnent tous comme le type.

La variété β *virescens* m'évoque dans l'esprit mon *Polygonum mesomorphum*. Elle est décrite de la manière suivante: «Epis denses, légèrement penchés, formant une panicule terminale; fleurs d'un blanc verdâtre; fruits médiocres, luisants; le reste comme dans la var. α.» Comme synonyme Grenier mentionne le *Polygonum Lapathifolio-nodosum* de Reichenbach.

La diagnose de Grenier n'est guère identique avec celle que De Bruyn cite de Reichenbach et elle est trop courte pour que nous en puissions conclure d'une façon certaine que cette variété *virescens* de Grenier est synonyme avec le *Polygonum mesomorphum*.

Meisner, dans sa Monographie (intercalée dans le Prodromus de De Candolle, XIV, 1856) en est resté au même point que Persoon. Il admet deux espèces: *Polygonum lapathifolium* (notre *Polygonum tomentosum*) et *Polygonum nodosum*. Il indique les noms de *Polygonum tomentosum* Schrank parmi les synonymes du *Polygonum Persicaria* et de *Polygonum somphocarpum* De Bruyn (suivi d'un?) parmi ceux du *Polygonum lapathifolium*.

En 1875 Kerner donne un nouvelle subdivision. Il subdivise le *Polygonum lapathifolium (sensu amplissimo)* en trois espèces: *Polygonum lapathifolium L. (sensu stricto)* qui est identique à notre *Polygonum nodosum*, *Polygonum tomentosum* et *Polygonum danubiale*. Cette dernière espèce est nouvelle.

Si Kerner a cru devoir séparer son *Polygonum danubiale* du *Polygonum lapathifolium*, c'est très probablement parce qu'il a tenu compte non seulement des caractères héréditaires, mais encore d'autres caractères non-héréditaires. Le *Polygonum lapathifolium* de Kerner est un *Polygonum nodosum lanceifolium* sous la forme la plus évoluée des stations humides et fertiles.

Le *Polygonum danubiale* de ce même auteur est, par contre, une forme couchée et tomenteuse de notre *Polygonum danubiale*. Je n'insisterai pas davantage, car Von Uechtritz nous a donné, en 1877, une bonne critique du mémoire de Kerner. Cet auteur fait, notamment, cette remarque que j'ai eu également l'occasion de refaire, à propos du *Polygonum danubiale*, que «die typische Form in der Tat sehr ausgezeichnet, und namentlich durch die Blattform leicht kenntlich ist. Gleichwohl muss bemerkt werden, dass das Polygonum danubiale viel veränderlicher in seinen Charakteren ist, als dies nach der vom Autor gegebenen Beschreibung zu erwarten wäre. Neben solchen Individuen, auf welche dieselbe aufs Genaueste passt, finden sich an Orten, die vor der Anthese längere Zeit unter Wasser standen, ausnahmsweise aufrechte oder fast aufrechte, nur mit wenigen kurzen Zweigen versehene oder selbst ganz einfache. Der Überzug der Blattunterseite ist hinsichtlich seiner Stärke sehr variabel und nicht selten fehlt er ganz, auch an den unteren Blättern. Die Blattform ist keineswegs beständig und durchläuft mehrere Nüancen vom Rundlich-Eiförmigen bis zum Breit-Lanzettlichen. Auch ist — gegen Kerners Angaben — der schwarze Fleck auf der Mitte der Spreitenoberseite oft genug nicht vorhanden, während er bei P. nodosum Pers., wenigstens in hiesiger Gegend, häufig vorkommt. Übrigens scheinen bei Breslau Zwischenformen zwischen letzterer Art und P. danubiale vorzukommen, von denen es vorläufig noch zweifelhaft bleibt, ob sie als Übergänge oder Hybride zu deuten sein werden.»

Gandoger, en 1875, mentionne dans sa Flore Lyonnaise trois espèces, appartenant au groupe qui nous intéresse: *Polygonum nodosum* et *Polygonum lapathifolium*, que l'auteur caractérise d'une façon fort incomplète, et *Polygonum suffruticulosum* dont il donne la description suivante: «Fl. d'un rose pâle, rameaux chargés dans le haut d'aspérités jaunâtres et tuberculeuses, tiges dures et suffrutescentes à la base.» Je ne connais aucune plante à laquelle pareille description soit applicable.

En 1898 le même auteur énumère, dans le tome XIX de sa

Flora Europae, cinq espèces: *Polygonum lapathifolium, maculatum, pallidum, tomentosum* et *nodosum* qui appartiennent nécessairement à ce même groupe; malheureusement l'auteur les considère comme suffisamment connues et n'en donne aucune description. Gandoger attribue au *Polygonum lapathifolium* 34 sous-espèces, au *Polygonum maculatum* 3, au *Polygonum pallidum* 3, au *Polygonum tomentosum* 39 et au *Polygonum nodosum* 11. Je ne puis pas utiliser cette énumération pour établir un classement nouveau du *Polygonum lapathifolium (sensu amplissimo)* car Gandoger fait intervenir tour à tour les caractères héréditaires et non héréditaires; de plus je ne parviens pas à me faire, au moyen des tableaux qu'il donne, une idée précise des caractères de chaque espèce en particulier. Gandoger est d'avis, en effet, que tous les caractères ont la même valeur pour différencier les sous-espèces; telle n'est pas du tout mon opinion. Dans l'herbier de Kok Ankersmit (que possède actuellement la Société Botanique Néerlandaise) j'ai trouvé un exemplaire authentique du *Polygonum Reichenbachii* Gandoger, qui est déterminé, par l'auteur lui-même, dans sa Flora Europae, comme *Polygonum tomentosum*. Pour autant que je puisse porter un jugement sur cet exemplaire d'herbier, je suis tenté plutôt d'y voir un *Polygonum mesomorphum semidanubiale (impunctaticaule rubellum)*.

En 1907 nous trouvons une subdivision du *Polygonum lapathifolium* dûe à Schuster. Cet auteur subdivise les *Polygonum lapathifolium* d'après la présence ou l'absence des cristaux d'oxalate de calcium et des méats oléifères dans les tissus des feuilles. Tous les autres caractères seraient, d'après lui, sans valeur. C'est précisément en cela que Schuster s'est trompé gravement; il prouve ainsi qu'il n'a pas une idée exacte de la variabilité du *Polygonum lapathifolium*. Après avoir discuté le classement de Kerner et montré la justesse de la critique qu'en a faite Von Uechtritz, Schuster écrit à propos du *Polygonum danubiale* ces lignes tout à fait inattendues:

«Wir haben hier nicht mit einer geographischen Rasse oder einer Art im Sinne Kerners, sondern mit einer dem feuchten

Sand, speziell der Flussufer, angepassten Form von Polygonum lapathifolium zu tun. Diese Annahme wird vollauf bestätigt durch die Unbeständigkeit der Merkmale selbst an natürlichen Standorten in Alluvialgebieten. Man findet da nicht selten statt der runden stumpfen Blätter solche, die in den Blattstiel verschmälert, aus breiterer Basis vorne allmählich zugespitzt sind, und auch die Kahlheit des Polygonum lapathifolium teilen. Häufig sind auch Formen, die im unteren Teile schwach graubehaarte ovale Blätter und gegen oben zu lanzettliche kahle Blätter besitzen. Ja, man kann gelegentlich an prostraten Formen, die infolge günstiger Ernährungsverhältnisse einen aufrechten Hauptsproß entwickeln, beobachten, daß dieser längere Internodien hat, an den Knoten nicht mehr so stark verdickt ist und nicht mehr die durch anthocyanhaltigen Zellkomplexe hervorgerufene Rotfleckung aufweist, Blätter wie typisches P. lapathifolium entwickelt, wie dieses an den Blütenstielen und Perigonen schwach mit Drüsen besetzt ist und purpurne Blüten besitzt, während die niederliegende Sprosse — wenn auch etwas schwacher — ganz die Merkmale des P. danubiale Kerner an sich tragen. Daraus geht hervor, dass letzteres durch Übergangsformen aller Art mit dem typischen P. lapathifolium verbunden ist. Solche Übergangsformen finden sich nicht nur an Flüssen, sondern auch an Ruderalplätzen, wo feuchter Sand die Unterlage bildet. Es entwickeln sich hier Pflanzen, die sich von P. danubiale nur durch die kahlen Blätter unterscheiden; die Blätter sind dann manchmal äusserst üppig entfaltet, vorne stumpflich oder zugespitzt und sehr breit, die Internodien kurz, die Sprossachse niederliegend bis aufsteigend. Weniger häufig sind Übergänge zu P. tomentosum Schrank. Sie kommen gleich diesem mehr auf trockenen Böden vor, wie auf austrocknenden Teichen, trockenem Sand und anderen sterilen Unterlagen. Zeigt das P. danubiale auf feuchten Böden im allgemeinen einen kräftigen Wuchs und gedrängte, kurze Internodien von 0,5—2 cm Länge, so wird es an ausgetrockneten Stellen aufrecht, alle Blätter bis auf die obersten weissfilzig, die

Blattspreite stark reduziert, mehr länglich, die Ähre kurz und gedrungen, Blütenstiele und Perigon mit Drüsen versehen.

P. tomentosum Schrank ist der zuletzt geschilderten Form sehr ähnlich und unterscheidet sich nur durch die noch reichlichere wollige bis spinnwebige Behaarung der hier typisch linealen bis lanzettlichen Blätter, die in der Regel in der Mitte keinen schwarzen Fleck besitzen und die gelbgrünen Blüten. Allein an denselben Standorten finden sich, namentlich an aufsteigenden Sprossen, auch rosa Blüten und an den etwas breiteren Blättern die schwarzen Flecken, die durch eine Gruppe von Zellen mit dunklem Zellsaft hervorgerufen werden, und bei verschiedenen Polygonum-Arten auftreten, doch nicht konstant. Unbeständig ist auch die weissfilzige Behaarung der Blätter und schon Kerner betont, dass diese den höher stehenden Blättern häufig fehlt. Ebenso ermangeln aufrechten Exemplaren die hier sonst deutlich ausgeprägten Drüsen am Blütenstiel und Perigon fast gänzlich, wodurch dann Übergangsformen zu P. lapathifolium entstehen. P. tomentosum erscheint demnach als eine stark xerophile Form, die durch ihre starke Behaarung einerseits ausgetrockneten Medien, anderseits auch der alpinen Region angepasst ist. So ist diese Form in den Alpentälern Tirols und der Schweiz verbreitet und auch aus der Himalaya bekannt.

Das Polygonum nodosum Pers., das ja dem P. lapathifolium gleich zu setzen ist, stellt ebenfalls nur eine besondere Modifikation eines bestimmten mit P. danubiale und tomentosum durch Übergänge verbundenen Formenkreises dar. Nach Persoons Diagnose ist P. nodosum durch einen gefleckten, an den Knoten angeschwollenen Stengel und eilanzettliche Blätter gekennzeichnet. Diese Beschreibung genügt, um darin jene Formen zu erkennen, die uns an zeitweise überschwemmten Gräben und Seeufern, auf Komposthaufen und düngerreichen Äckern entgegentreten, aber nicht auf Sandboden, sondern auf fettem und dabei feuchtem Erdreich. Die Blüten sind bei dieser Form gewöhnlich schmutzig rot, manchmal auch weiss-

lich, der Stengel häufig rot oder gelb. Die Knoten sind oft sehr stark birnenförmig angeschwollen und dann im Inneren durch Zerreissung des Markes hohl. Diese hohlen Anschwellungen zeigen zusammen mit dem dicken niederliegenden, langen Stengel, dass P. nodosum eine Anpassungsform an Überflutungen darstellt. In der Tat lässt sich beobachten, dass sich das P. nodosum dadurch an zwei Extreme anpassen kann. Wird die Pflanze durch die Strömung oder starken Wellenschlag losgerissen, so bilden sich an den Knoten dicke Büschel von Nebenwurzeln, während die stark ausgehohlten Internodien als Schwimmorgane fungieren und die Pflanze frei flottieren lassen; dabei werden diese Stengel über 2 m lang, ein einzelnes Internodium bis 15 cm. Schröter und Kirchner geben eine anziehende Schilderung dieser flottierenden Formen, wie sie im Bodensee und Gardasee beobachtet werden. Die ursprünglichere Form ist aber zweifellos terrestre, denn sie schliesst sich am nächsten an die übrigen Polygonum-Arten an. Unter den Landformen wieder stellt das Extrem eine merkwürdige, meist mit P. Persicaria verwechselte xerophile Form dar, die im Herbst auf Brachäckern und Ruderalplätzen nicht selten anzutreffen ist. Die niederliegenden, zumeist rötlichen Äste sind hier horizontal ausgebreitet oder bogig nach abwärts gekrümmt, haben gestreckte 2,5—5 cm lange Internodien, und ebenso lange lineal-lanzettliche, schmale, kurzgestielte und vorne allmählich zugespitzte Blätter; die schmutzig-roten Blüten stehen in gedrungenen walzlichen Ähren. Auf sehr sterilem Boden entsteht daraus eine winzige, nur 2—3 cm hohe Form, deren Äste sich auf einen Umkreis von ca. 5 cm horizontal ausdehnen. Die Internodien haben hier eine Länge von 3 mm, die Blätter sind doppelt so lang und nur 2 mm breit, die Ähren verkürzt und dick-walzlich. Wachsen derartige Formen im Schatten, z. B. auf Rüben- und Kartoffeläckern, so tritt aufrechte Wuchsform ein: der Stengel ist dann meist einfach, aufrecht, etwa 10 cm hoch, besitzt gestreckte 2,5—6 cm lange Internodien und trägt eine terminale, rund eiförmige, dicke

Ähre (manchmal wird auch eine seitliche Ähre ausgebildet) von weisslichen Blüten, die Blätter sind schmal rautenförmig, die ganze Pflanze grün. Ihr recht ähnlich, aber grösser und mehr oder weniger verzweigt ist die Form, die in Getreidefeldern zu wachsen pflegt. Man findet da gewöhnlich zweierlei Formen: solche mit aufsteigendem Stengel, wenig Ästen, sehr schmalen Blättern und kurzer, nur schwach unterbrochener Ähre, neben diesen aber auch solche, die sich offenbar an die Bedingungen der Getreidefelder angepasst haben. Das sind gewöhnlich ziemlich hohe, mehr oder weniger reich verzweigte, mit schmalen, langgestielten Blättern und ausserordentlich langen Internodien versehene Pflanzen, die eine weitere Anpassung, speziell an die Dichtsaat zeigen, indem z. B. in Flachsfeldern Formen gefunden werden, die steif aufrecht und vollständig unverzweigt sind, nur eine terminale Infloreszenz besitzen und wieder durch die charakteristischen langen Internodien der kräftigeren unter Getreide lebenden Pflanzen gekennzeichnet sind. Auf Äckern und Brachen kommen nicht selten putierte Formen vor; sie unterscheiden sich von den eben beschriebenen dadurch, dass sie niedriger sind und an dem ursprünglich verletztem Sprossende eine verkümmerte, annähernd kugelige Ähre tragen, während die erste seitliche Ähre sich normal weiter entwickelt. Als typische Standort sind indessen wohl humusreiche Stellen zu betrachten. Denn hier wächst P. lapathifolium in einer Ausbildung, die den übrigen Arten der Sektion Persicaria am nächsten kommt. Die Pflanze wird an solchen Plätzen über 1 m hoch, ist aufrecht, reich verzweigt und trägt breit-lanzettliche Blätter und langcylindrische, meist aufrechte Ähren in rispiger Anordnung. Die Blüten sind entweder rosa und dann sind auch die Stengel rötlich und nicht selten rot gestrichelt, so besonders im Herbst, oder weiss und die ganze Pflanze grün. Die Gelenke sind etwas angeschwollen, während sie bei den xerophilen Formen der Brachen und Äcker nicht besonders hervortreten. Sind nun solche fetten Böden, auf denen die Pflanze so üppig gedeiht, zugleich sandhaltig, so entsteht

eine eigentümliche Form, die besonders durch die luxuriante Entwicklung der Blätter auffällt. Die Blätter sind denen von Amarantus Blitum ähnlich, vorne allmählich zugespitzt, am Grunde aus breiter Basis verschmälert und bis 4 cm breit, die Blüten sind schmutzig gelb, der Stengel oft rot gefleckt, niederliegend-aufsteigend, dick, an den Knoten etwas angeschwollen, die Internodien sind kurz, nur 2—2,5 cm lang. Auf noch mehr sandhaltigem Boden werden bei dieser Form die unteren Blätter obovat, zuweilen etwas ausgerandet und grau behaart, während die oberen schmäler und kahl sind. Die beiden letzteren Formen sind nichts anderes als Übergänge des typischen P. lapathifolium zu Kerners P. danubiale. Aber auch zu P. tomentosum sind unzweifelhafte Übergänge vorhanden. Wird nämlich der auf feuchtem Boden oder an Gräben wachsenden Pflanze die Feuchtigkeit plötzlich entzogen, so tritt neben einer oft nicht unbeträchtlichen Reduktion der vegetativen Organe zunächst an den basalen Blättern eine graufilzige Behaarung auf, die sich manchmal über die ganze Pflanze erstrecken kann und im extremsten Fall der des P. tomentosum entspricht. Es zeigen sich bei diesen Formen die mannigfaltigsten Übergänge zwischen dem kahlen, breit-lanzettlichen Blatt des P. lapathifolium, dem obovaten graufilzigen von P. danubiale und dem schmalen, weisszottigen von P. tomentosum.

Aus dem Gesagten ergiebt sich ohne weiteres, dass die Kernersche Art ebensowenig als solche beibehalten werden kann, als Schranks P. tomentosum, das die meisten Floren noch als Art führen. Was man auf Grund des Induments der Blätter unterscheiden kann, sind weder morphologisch noch geographisch getrennte Rassen, sondern nur Ernährungs- oder Standortsmodifikationen, die nur so lange konstant bleiben, als die äusseren Verhältnisse unverändert bleiben, sich aber ziemlich schnell ändern, wenn diese eine Veränderung erfahren.»

Toute cette argumentation se compose d'un mélange inextricable d'observations exactes et inexactes au sujet de l'adaptation aux conditions du moment, à la corrélation des carac-

tères, et à la constance de ceux-ci; elle est très imparfaitement étayée par des faits; l'auteur ignore totalement les très nombreuses divergences héréditaires qui se manifestent chez le *Polygonum lapathifolium;* il en ressort aussi que Schuster n'a jamais essayé de démontrer ses opinions par des expériences de semis. Ajoutons que je ne parviens pas à comprendre pourquoi Schuster veut encore classer les variétés et les dénommer et comment il arrive à distinguer parmi elles deux degrés différents d'importance.

Voici le classement, basé sur des caractères constants, que Schuster nous propose à la fin:

A. Subsp. verum. Blätter mit Calciumoxalatdrüsen, daher auf der Unterseite rauh punktiert; Ähren + rispig angeordnet, Blüten weiss, rosa oder grün.

B. Subsp. punctatum. Blätter mit Öllücken, daher mit durchscheinenden gelben Punkten versehen; Ähren mehr gedrängt, nur 1—4, sehr kurz gestielt, niemals ausgesprochen rispig angeordnet, Blüten schmutzig-weiss bis grün.

C. Subsp. neglectum. Blätter weder mit Kristallen noch mit interzellularen Sekretbehältern, daher gleichmässig grün; Infloreszenz rispig angeordnet, nicht mit einer terminalen Ähre endigend, sondern in drei kurz gestielte Ähren ausgehend, von denen in der Regel die mittlere doppelt so lang als die beiden anderen; Ähren etwas schmäler, Blüten schmutzig-rosa, Nerven der Ocrea stärker als bei den vorigen.

Schuster établit donc sa division en sous-espèces du *Polygonum lapathifolium* sur un seul caractère; de plus, ce caractère, comme l'auteur le dit explicitement à un autre endroit, n'a guère de corrélation qu'avec un seul autre caractère, la forme de l'inflorescence: c'est ce que Schuster appelle un classement naturel. C'est, évidemment, affaire d'appréciation que de décider ce qu'on doit entendre sous ce nom; pour ma part, j'y vois précisément un système artificiel. Je ne comprends pas davantage pourquoi Schuster subdivise ses sous-

espèces en variétés inconstantes; il montre donc, lui même, que sa classification est arbitraire.

Il importe, néanmoins, d'examiner quelle valeur peuvent avoir les trois sous-espèces de Schuster. J'ai assez nettement l'impression qu'elles sont constantes. La sous-espèce *neglectum* m'est inconnue; il faut déterminer de façon plus précise quelle place elle doit occuper parmi les variétés indiquées par d'autres auteurs, et cela en utilisant des caractères que Schuster ne mentionne pas. Quant aux sous-espèces *verum* et *punctatum*, il semble, à première vue, d'après la description de l'inflorescence, qu'elles doivent correspondre au *Polygonum nodosum* et au *Polygonum tomentosum*. Cependant, j'ai pu constater cet été que tous les individus des *Polygonum nodosum*, *tomentosum* et *mesomorphum* que j'ai examinés, possèdent des cristaux d'oxalate de calcium dans leurs feuilles, et pas de lacunes oléifères. Cela prouve que, dans la sous-espèce *verum* tout au moins, on peut rencontrer plusieurs formes différentes d'inflorescences. Quant à la sous-espèce *punctatum*, je ne suis pas parvenu, jusqu'à présent, à la découvrir, ni dans la nature, ni dans les herbiers. J'ai constaté, il est vrai, chez toutes les sous-espèces l'existence de points jaunes à la face inférieure des feuilles; mais ces points sont situés du côté extérieur et se rencontrent concurremment avec des cristaux d'oxalate de calcium; ils n'ont certainement rien de commun avec les lacunes oléifères («Öllücken») de Schuster. Il existe, de plus, des intermédiaires de toutes sortes entre ces petites papilles jaunes et d'autres papilles ou macules glutineuses brunes; chez beaucoup d'individus ces dernières n'existent que sur les feuilles supérieures et manquent au contraire sur les inférieures. Or, Schuster déclare: «Schon frühzeitig war es aufgefallen, dass manche kahlblättrige Formen von P. lapathifolium auf ihrer Blattunterseite goldgelbe Drüsen besitzen. Gremli, der zuerst darauf hinwies, gründete auf diese Eigenschaft eine var. punctatum.» En présence de cette remarque je doute fort que la sous-espèce *punctatum* de Schuster puisse être identifiée avec

cette variété *punctatum* de Gremli. Un nouvel examen de cette question s'impose.

Beck, qui a traité des Polygonacées dans les Icones Florae Germanicae de Reichenbach (1909), réunit le *Polygonum nodosum* et le *Polygonum tomentosum* sous la dénomination de *Polygonum lapathifolium ;* cette méthode est malheureusement établie sur des principes qui démontrent clairement que cet auteur confond les caractères qui ne se manifestent pas toujours avec ceux qui ne se transmettent pas par semis. Voici ce qu'il écrit: «Autores *P. lapathifolium* L., vel *tomentosum* Schrank pedunculis tepalisque glanduloso-verrucosis, nervis prominentibus tepalorum, at *P. nodosum* Pers., cui *P. danubiale* A. Kern. adjungunt, pedunculis tepalisque laevibus et nervis tepalorum minus prominentibus distingui solent, sed nervatura in omnibus fructibus perfecte maturatis semper eadem est et integumentum glandulosum adeo variat ut ne minimas quidem formas bene distingui possumus. Si planta in locis humidioribus pinguibus crescit, bene augescit, ramos erigit, internodia intumescit et ad laevitatem inclinat, in locis siccioribus autem ramos prosternit et plerumque glandulis copiosis vestitur. Nucium et perianthorum magnitudo inter 2—3 mm in utraque planta vacillat.»

Les divisions principales, α *typicum*, β *tomentosum* et γ *Brittingeri*, correspondent aux espèces de Kerner: *Polygonum lapathifolium*, *Polygonum tomentosum* et *Polygonum danubiale*. A cette division de Beck on peut faire les mêmes reproches qu'à celui de Kerner: si l'on élimine, de ces trois variétés, toutes les modifications déterminées par l'habitat, on s'aperçoit que les variétés *typicum* et *Brittingeri* ne diffèrent finalement plus l'une de l'autre que par un si petit nombre de caractères que les deux variétés ensemble ne forment plus qu'un seul tout, vis-à-vis de la variété *tomentosum*. Beck a, encore moins que Kerner, compris cette subdivision de *Polygonum lapathifolium*: il attribue encore plus d'importance que ce dernier aux modifications déterminées par la station; par contre il attache encore moins de valeur que Kerner aux différences héréditaires.

Dans la subdivision de la variété *typicum* qu'il donne, il mélange encore les caractères héréditaires et ceux qui ne le sont pas. On y trouve mentionnées les formes *nodosum*, *ovatum* et *lanceolatum*. La forme *nodosum* doit être synonyme du *Polygonum nodosum* de Persoon, mais la forme des feuilles n'est décrite d'aucune manière. D'après Beck le *Polygonum nodosum* n'est autre chose qu'une «forma locorum humidorum, in locis siccioribus formis intermediis copiosissimis cum alteris conjuncta».

La forme *ovatum* doit être la même plante que la variété *ovatum* de Braun, mais la diagnose est tellement étendue qu'elle fait penser fortement à mon *Polygonum syringifolium*. La diagnose courte de Braun ne légitime pas cette conclusion. La forme *lanceolatum* est peut-être la même plante que la variété *lanceolatum* de Braun et mon *Polygonum lanceifolium*. Mais alors il est inexact que les feuilles seraient «plurimum in media parte vel paulo inferius latissima.»

Dans ses addenda, Beck, ayant pris connaissance de la subdivision de Schuster, ajoute, en conséquence, les variétés *punctatum* et *neglectum* sous δ et ε à la suite de ses propres variétés α, β et γ. Les descriptions de Schuster ne légitiment pas, semble-t-il, un tel classement; Beck, d'ailleurs, traite cette question de façon trop superficielle. Aussi cette méthode nous parait-elle fort insuffisante.

Dans le tome XII de la Flore de France de G. Rouy (1910) on trouve le *Polygonum lapathifolium* divisé en 3 sous-espèces (races): le *Polygonum pallidum*, le *Polygonum nodosum* et le *Polygonum turgidum*.

La première sous-espèce est la même plante que notre *Polygonum tomentosum*. Ce dernier nom est rejeté par Rouy. L'auteur remarque à propos de ce nom: « «Quelques auteurs, actuellement, estiment que le *P. lapathifolium* de Linné est la plante nommée en 1805 par Persoon *P. nodosum*, et acceptent également, comme autre espèce, le *P. tomentosum* Schrank (Baiersche Fl., 1, p. 669). Mais Schrank, l. c., s'est borné à reproduire et à pa-

raphraser la diagn. latine de Haller Hist., no. 1556: «*Polygonum foliis ovato-lanceolatis, subtus tomentosis, spicis ovatis, vaginis ciliatis*», qui constitue simplement une sous-variété du *P. lapathifolium* des auteurs modernes, notamment du type à feuilles ovales-lancéolées. Consulter aussi l'intéressante étude de M. Julien Schuster, de Munich: «*Versuch einer natürlichen Systematik des Polygonum lapathifolium* L.» in „Mitteilungen" *der Bayer. Bot. Ges.* (1907), p. 50 et seq.» »

J'ai déjà remarqué qu'une pareille interprétation de la diagnose de Schrank ne me semble pas exacte.

Le *Polygonum nodosum* de Rouy est la même plante que nous indiquons par ce nom.

Le *Polygonum turgidum* est pourvu de la description suivante:

«*Polygonum turgidum* Thuill. (pro spec.), Fl. Par., p. 199: *P. lapathifolio-nodosum* Reich., Fl. exc., p. 572; *P. nodosum* var. *speciosissimum* Fries, *l. c.* p. 25; *P. lapathif.* β. *virescens* G. et G. l. c. — Fries, H. n., no. 69. — Tiges dressées, à noeuds très renflés; feuilles ovales-lancéolées, acutiuscules; gaines nues; épis gros, denses, à la fin discolores, brièvement pédonculés, rapprochés fasciculés et divergents; fleurs grandes et achaînes gros du P. pallidum.»

Une sous-espèce de ce genre m'est inconnue. La plante que je regarde comme l'hybride du *Polygonum nodosum* et *tomentosum*, je l'ai décrite sous le nom de *Polygonum mesomorphum*. Quant à la variété *virescens* de Grenier j'en ai déjà parlé en discutant la subdivision donnée par cet auteur.

A propos du *Polygonum nodosum speciosissimum* de Fries je ne puis rien dire d'une façon certaine, parce que je n'ai pas vu la diagnose originale de cette variété, mais je l'ai mentionnée aussi en parlant de la subdivision de De Bruyn.

Parmi les synonymes on trouve aussi le *Polygonum Lapathifolio-nodosum* de Reichenbach. La diagnose que Rouy donne du *Polygonum turgidum* est tout-à-fait différente de celle que De Bruyn cite de Reichenbach. Cette courte diagnose de

Rouy ne peut faire conclure que le *Polygonum turgidum* est l'hybride du *Polygonum nodosum* et le *Polygonum tomentosum*. Il semble que cela n'est pas non plus l'opinion de Rouy.

Le nom de *Polygonum turgidum* pourrait bien être le seul synonyme binaire du *Polygonum mesomorphum* que je connaisse.

Du *Polygonum pallidum* et du *Polygonum nodosum* sont mentionnées quelques formes non-héréditaires. Sous la sous-espèce *pallidum* on trouve, en outre, une variété *deltoideum* «à feuilles deltoïdes-lancéolées, aiguës, courtes,» qui est décrite trop brièvement pour qu'on puisse juger de son importance. Ascherson et Graebner mentionnent cette variété à tort parmi les variétés du *Polygonum nodosum*.

Dans le Synopsis d'Ascherson et Graebner, le *Polygonum nodosum* et le *Polygonum tomentosum* se trouvent de nouveau séparés l'un de l'autre, et considérés comme deux espèces autonomes. Pour ma part, j'estime — à cause de l'existence de formes intermédiaires fertiles — qu'il faut regarder ces deux *Polygonum* comme des sous-espèces subordonnées au *Polygonum lapathifolium*; nous sommes néanmoins, en général, d'accord avec ces deux auteurs, lorsqu'ils font, à propos du *Polygonum tomentosum*, la remarque suivante: «Das Schwanken der einzelnen Merkmale muss zugegeben werden; wir konnten aber stets diese doch bei uns so verbreitete Pflanze meist schon ohne genaue Prüfung als hiergehörig erkennen. Durch die constante Combination der genannten Merkmale kommt ein Formenkreis zustande, der sich sicher und scharf von dem der folgenden Art abhebt. Ein gleiches Schwanken jedes einzelnen Merkmales und dabei doch das Vorhandensein bestimmt abgegliederter Formenkreise kommt naturgemäss in allen derartig veränderlichen Gruppen (*Potentilla* etc.) vor. Da wir die hierher gehörigen Formen auch in der Cultur constant fanden, konnten wir uns nicht entschliessen, *P. tomentosum* und *P. nodosum* wieder zu einer Art zu vereinigen; wir sind der Meinung, dass dadurch das natürliche Bild des Verwandtschaftskreises getrübt und unsicher wird.»

Le tableau des subdivisions des deux espèces, donné par Ascherson et Graebner, n'est cependant pas plus utilisable que celui des auteurs précédents: la distinction des grands groupes est basée, cette fois encore, sur des caractères qui sont sous la dépendance des conditions de la station, c'est à dire l'importance plus ou moins grande des poils tomenteux des feuilles. Les auteurs en question mentionnent bien, parfois, des caractères et des différences héréditaires, mais ceux-ci sont opposés à des formes non héréditaires ou insuffisamment connues. Eux aussi séparent le *Polygonum Brittingeri* (= *danubiale*) du *Polygonum nodosum*; ils ne tiennent pas compte, néanmoins, de la remarque qu'avait faite Von Uechtritz au sujet de cette sous-espèce; la forme extrême, décrite pour la première fois par Kerner, est considérée une fois de plus comme type. De même que celles qui l'ont précédé, cette dernière subdivision ne peut, malheureusement, pas nous conduire au but; cela est d'autant plus regrettable que nous restons dans l'incertitude au sujet de la place que doivent occuper les nombreuses variétés citées dans les auteurs et dont les noms ont été ramenés au jour par Ascherson et Graebner.

Les auteurs mentionnent parmi les hybrides entre les espèces du sous-genre *Persicaria* aussi un hybride entre le *Polygonum nodosum* et le *Polygonum tomentosum*; la description en est toutefois très insuffisante. D'après Ascherson et Graebner cet hybride est caractérisé surtout «durch die sehr ungleiche Vertheilung der Drüsen am Blütenstiel und am Perigon». On ne trouve mentionné ce caractère chez aucun autre auteur; aussi est-il tout-à-fait inexact. On trouve les petites glandes visqueuses autant sur les périgones du *Polygonum nodosum* que sur ceux du *Polygonum tomentosum* et la quantité de ces glandes varie fortement chez les deux sous-espèces. La subdivision de cet hybride est fondée aussi sur la quantité des glandes sur le périgone et rien ne prouve que les formes que les auteurs mentionnent sous cet hybride y appartiennent en vérité. On ne trouve, en outre, pas indiqué si ces formes hybrides sont

stériles. Quoi qu'il en soit, il n'y a parmi les synonymes aucun nom binaire qui pourrait être utilisé au lieu de celui du *Polygonum mesomorphum*.

§ 7. Eclaircissements concernant la subdivision du Polygonum lapathifolium en sous-espèces.

Je considère comme sous-espèces principales le *Polygonum nodosum* et le *Polygonum tomentosum*. Je mets sur le même rang deux autres sous-espèces, le *Polygonum leptocladum* et le *Polygonum mesomorphum*, dont je n'ai trouvé aucune mention certaine dans les auteurs. On trouvera plus loin, lorsque je traiterai plus spécialement de ces sous-espèces, les raisons pour lesquelles je leur donne cette place dans mon système.

En faisant la critique des subdivisions qui ont précédé la nôtre, j'ai eu l'occasion de faire remarquer que cette subdivision en deux remonte à Persoon, et qu'elle a été reprise, après lui, par plusieurs auteurs, tels que De Bruyn et Ascherson et Graebner. Braun et Kerner admettent, au contraire, trois subdivisions principales du *Polygonum lapathifolium*. Il ressort clairement des diagnoses de Braun que les variétés *ovatum* et *lanceolatum* établies par cet auteur sont plus étroitement apparentées entre elles qu'avec la variété *viride*; Kerner s'est, malheureusement, laissé tromper par l'aspect très particulier d'une des modifications du *Polygonum danubiale*, déterminée par les conditions du milieu; je tiens pour certain que, si Kerner avait cultivé ses trois sous-espèces, il aurait, lui aussi, rapproché le *Polygonum danubiale* de son *Polygonum lapathifolium* (= notre *Polygonum nodosum*), en les opposant l'un et l'autre au *Polygonum tomentosum*. Si seulement il avait semé le *Polygonum danubiale* côte à côte avec son *Polygonum lapathifolium*, il aurait pu constater que de toutes les différences existant entre ces deux plantes, aucune ne subsistait, à l'exception de celle qui concerne la forme des feuilles. C'est pour cela que je considère ce classement en trois sous-espèces comme moins justifié que la subdivision en deux groupes dont

il a été question en premier lieu. On pourrait, il est vrai, m'objecter que je ne suis nullement certain que cette division en deux sous-espèces, en *Polygonum nodosum* et *Polygonum tomentosum*, est valable pour toute l'aire de dispersion. J'en conviens; elle est cependant valable, tout au moins, dans les Pays-Bas. Ascherson et Graebner, de leur côté, font valoir en faveur de ce classement en deux des arguments excellents pour tout le territoire auquel s'applique leur Synopsis. (Voy. cet ouvrage, tome 4, p. 812-813, ainsi que la citation de la p. 165). Beck combat, il est vrai, cette subdivision en deux, mais nous avons vu qu'il ne s'est pas rendu exactement compte de la polymorphie extrême du *Polygonum lapathifolium*. Il confond partout les différences héréditaires et celles qui ne le sont pas; cette confusion qu'il fait peut bien avoir contribué à lui faire nier l'existence du *Polygonum nodosum* et *Polygonum tomentosum*. On ne peut pas, néanmoins, accepter ces deux sous-espèces comme constituant de bonnes espèces autonomes; je le montrerai, lorsque je m'occuperai du *Polygonum mesomorphum*.

La constance au semis des sous-espèces a été prouvée par les essais de semis, dont je parlerai à propos des variétés.

§ 8. Eclaircissements au sujet de la subdivision du Polygonum nodosum en sous-espèces.

Le *Polygonum nodosum*, tel qu'il est caractérisé et délimité par moi, est constitué lui même par un nombre de sous-espèces d'ordre inférieur. L'existence du *Polygonum nodosum* vis-à-vis le *Polygonum tomentosum* a été constatée pour la première fois par Persoon; c'est pourquoi je conserve le nom de Persoon pour désigner le groupe le plus compréhensif pour lequel il peut être utilisé. Je supprime donc de la diagnose de Persoon les caractères non fixés héréditairement et j'admets dans la sous-espèce toutes les plantes que Persoon lui-même aurait incontestablement reconnues comme devant y entrer.

Je distingue, dans les limites de la sous-espèce *Polygonum*

nodosum (*sensu amplissimo*) trois sous-espèces de second ordre, caractérisées par la forme des feuilles; j'en signale encore une quatrième, à côté des trois précédentes, à l'attention des chercheurs; je ne m'en occuperai pas pour le moment, me réservant de la décrire avec plus de détails sous le nom de *Polygonum oligocladum*. Je connais, en outre, quelques hybrides entre sous-espèces.

Si j'ai choisi comme caractère distinctif des trois premières sous-espèces la forme des feuilles, c'est que j'ai constaté que, dans les limites de mes expériences personnelles, il existe une corrélation entre ce caractère et certains autres caractères; de la sorte, les groupes chez lesquels la forme des feuilles diffère ne varieront pas tout-à-fait parallèlement. S'il n'en était pas ainsi, il n'y aurait aucune raison de considérer la forme des feuilles comme un caractère plus important que la forme des taches foliaires ou la couleur des fleurs et des tiges. La classification des taches des feuilles, en particulier, présenterait certaines difficultés, si l'on n'avait pas, préalablement, classifié les feuilles elles mêmes d'après la forme qu'elles présentent. Basé sur ce dernier caractère le classement des sous-espèces devient extraordinairement net, pour peu que l'on compare entre eux des stades vitaux correspondants; il faut aussi, bien entendu, tenir compte des modifications dûes aux circonstances du milieu et de l'influence égalisatrice de certaines de ces circonstances.

Il existe des formes intermédiaires, mais, contrairement à mon attente, elles sont rares: je ne les ai jamais rencontrées qu'en petit nombre, aux endroits où les diverses sous-espèces croissaient côte à côte. C'est pourquoi j'estime qu'il s'agit d'hybrides, et comme ceux-ci sont facilement reconnaissables, je leur ai donné un nom.

Je ne connais, pour le surplus, pas grand'chose de ces formes intermédiaires; j'en recommande l'étude plus attentive aux chercheurs. Je renvoie, en attendant, le lecteur aux passages que je consacre, plus loin, aux *Polygonum eurybelonum*, *stenobelonum* et *semilatum*.

La constance de ces sous-espèces a été démontrée par mes essais de semis, que j'ai mentionnés plus haut à propos des variétés.

La subdivision du *Polygonum nodosum* que je préconise a déjà été utilisée, dans ses grandes lignes, par De Wever dans sa Lijst van wildgroeiende Planten in Zuid-Limburg, tome 4. Dans ses suppléments (tome 5) le nom de *Polygonum syringifolium* a déjà été mentionné (mais par erreur il a été imprimé *seringifolium*).

§ 9. Polygonum danubiale et ses variétés.

Ce type de *Polygonum nodosum*, à larges feuilles, est déjà connu depuis longtemps et plus d'une fois on l'a distingué sous des noms différents. C'est ainsi que, d'après une citation de Fries, que l'on trouve chez De Bruyn, cet auteur distinguait déjà des variétés de *Polygonum nodosum* à larges feuilles et à feuilles étroites; mais au caractère de la forme de la feuille il en rattachait d'autres, qui ne l'accompagnent pas toujours. De Bruyn réduit avec raison les descriptions au caractère foliaire et donne à la variété à larges feuilles le nom de *α genuinum*. Il n'est pas dit qui les variétés *latifolium* de Wallroth et *ovatum* de Braun se confondent avec celle-là, mais il est certain que ces botanistes ont été les premiers à remarquer ces différences dans la forme des feuilles. Wimmer aussi paraît avoir décrit déjà le *Polygonum danubiale*, notamment sous le nom de *Polygonum nodosum prostratum*, mais, vu le nom, il a certainement fait attention surtout aux formes couchées. Comme espèce ce *Polygonum* a été décrit pour la premiere fois par Kerner sous le nom ci-dessus. Ce que j'ai à observer au sujet de la description de Kerner, je l'ai déjà dit en parlant de la bibliographie. Beck dit bien que le nom de *Polygonum Brittingeri* Opiz Naturalientausch, 74 (1842) est plus ancien, mais on ne voit pas clairement que ce nom n'est autre chose qu'un nom d'herbier. S'il était cependant accompagné d'une bonne description, il aurait la

priorité. L'identité est suffisamment prouvée par le dessin que Beck en a donné.

Parmi les variétés dont j'ai constaté la constance, les plus frappantes sont les variétés d'après les taches foliaires que j'ai décrites comme *luscum*, *lugubre*, *biocule*, *lentiginosum* (voir pl. I, fig. 1 à 4) et *emaculatum* et que je n'ai pas trouvées chez d'autres sous-espèces. La variété *luscum* est la plus commune et la forme de ses taches correspondra sans doute à celle d'autres *Persicaria*, avec une forme de tache foliaire variant le plus souvent entre la pointe de flèche et le croissant, plus ou moins arrondie ou segmentée. On trouve parfois des transitions à la variété *biocule*, parce que les feuilles inférieures, dont la plupart périssent avant ou pendant la floraison, présentent deux taches, ou parce que les taches sont à deux sommets ou à deux lobes, surtout sur les feuilles inférieures. La variété *lugubre* ressemble à *luscum*, mais elle a en outre une large bordure noire aux feuilles, de sorte que la feuille est parfois presque entièrement noire. La tendance à présenter un bord noir autour des feuilles ne manque pas complètement chez d'autres variétés ou espèces, car chez celles-ci aussi le bord de la feuille est souvent d'un vert plus foncé que le reste; chez le *Polygonum Persicaria* surtout le bord de la feuille est parfois nettement noirâtre, mais beaucoup moins sombre que la tache de la feuille. Je n'ai trouvé la variété *lugubre* qu'une seule fois. La variété *biocule* porte une tache sur chaque moitié de la feuille. Tantôt les taches sont tout à fait séparées, tantôt elles sont plus ou moins reliées; souvent les pointes tournées vers la nervure médiane sont plus allongées du côté du pétiole que les pointes tournées vers le bord. La variété *lentiginosum* est peu apparente, mais s'écarte fort des autres. Chez elle les feuilles inférieures et moyennes n'offrent pas de tache noire, mais sont couvertes de petites taches ou de petits points bruns, qui sont surtout nombreux du côté de la base et dans le milieu et manquent presque dans le voisinage du sommet. Ces taches disparaissent graduellement vers les feuilles les plus élévées en même temps qu'apparaît au milieu du limbe une petite tache

noire. Les feuilles supérieures extrêmes ne présentent pas du tout de tache. Lorsque les feuilles sont séchées pour l'herbier les taches pâlissent un peu chez toutes les variétés, mais chez la dernière tout devient à peu près invisible, de sorte que dans l'herbier la variété *lentiginosum* n'est pas à distinguer de la suivante, ni des individus faiblement tachetés des variétés précédentes. La variété *emaculatum* n'a pas de taches du tout. On ne doit pas confondre avec celle-ci d'autres échantillons d'herbier sans taches; dans toutes les variétés, en effet, on rencontre des individus qui, par la croissance à un endroit ombragé, sont faiblement tachetés et qui, en se desséchant, pâlissent au point qu'on ne voit presque plus rien des taches.

Indépendamment de la forme des taches on peut distinguer des plantes à grappes de fruits rouges et d'autres à grappes blanches; ce sont les variétés *rubellum* et *album*. Chez les variétés à grappes rouges les fleurs sont blanches, au moins en partie, avant la floraison et la couleur rouge n'apparaît que pendant la fructification. Aux endroits ombragés la couleur pâlit jusqu'à être rose clair. Il y aura indubitablement des variétés constantes avec des grappes de couleurs rouge différamment foncées, mais par l'influence des conditions extérieures il est difficile de les distinguer; voilà pourquoi je les réunis sous une seule dénomination. Le plus souvent la variété à grappes blanches a fort peu de vert sur le périgone, mais les individus avec plus de vert dans le périgone fructifère ne manquent pas. Voir à ce sujet page 151 et page 176.

Les ponctuations rouges ne vont pas toujours de pair avec une couleur rouge du périgone et d'après ce caractère constant on doit donc distinguer des variétés particulières. Souvent les points rouges sur les tiges font complètement défaut; je qualifie alors la plante d'*impunctaticaule*. Les plantes dont les articles des tiges sont marqués à degrés différents de points ou de traits rouges, je les nomme *punctaticaule*. Ce caractère est très fortement variable. Chez certaines plantes tous les articles des tiges sont nettement ponctués, chez d'autres une partie seulement des

articles le sont, et le plus souvent les articles inférieurs le sont plus que les supérieurs. Il arrive parfois que quelques articles seulement sont pourvus de quelques rares points. J'ai reconnu que ces différences ne sont pas considérablement modifiées par les circonstances, et que par semis elles se reproduisent presque sans changement. Je n'ai toutefois pas donné de nom à plus de deux variétés, pour fixer l'attention sur ce caractère.

Le fait que les tiges de *Polygonum danubiale* sont souvent nuancées de rouge et présentent des anneaux rouges sous les noeuds, mérite une mention spéciale. Ce n'est pas là, toutefois, un caractère indépendant. Des plantes à fleurs rouges présentent cette couleur même lorsque les tiges ne sont pas ponctuées, mais celles à fleurs blanches seulement quand elles ont des ponctuations sur les tiges. Il me semble, d'ailleurs, que cette propriété dépend à un haut degré des circonstances extérieures. Il serait désirable d'en faire une étude approfondie. Ce que je viens de dire s'applique en même temps à toutes les autres sous-espèces de *Polygonum lapathifolium*, où l'on trouve côte à côte des variétés à grappes de fruits rouges et blanches et des variétés à tiges ponctuées et non ponctuées.

J'ai trouvé, à la fin, une plante de *Polygonum danubiale* qui correspond à la variété *hirtulum* de De Bruyn, une variété présentant notamment des gaines garnies de poils couchés, courts et raides. Je n'ai jamais pu faire germer les graines de cette plante, mais De Bruyn rapporte que sa variété (qui avait toutefois des feuilles lancéolées) restait constante par semis. Voilà pourquoi suivant l'exemple de De Bruyn, j'ai donné à cette plante le nom d'*hirtulum* et celui de *glabrulum* aux autres, à gaines glabres.

Parmi les combinaisons possibles de ces variétés, j'ai rencontré les suivantes:

1. *hirtulum luscum punctaticaule album*. Cette variété, je ne l'ai trouvée qu'une seule fois près de Rotterdam, en 1911 (no. 185 de mon herbier).

2. *glabrulum luscum punctaticaule rubellum*. Ceci est la va-

riété la plus répandue. J'en possède dans mon herbier des individus cueillis en divers endroits des Pays-Bas. En 1914 M. Goethart sema pour moi des fruits du no. 850. Il repiqua 14 plantes, dont les premières feuilles offraient deux taches, les autres une seule. Les tiges étaient fortement ponctuées, les fleurs rouges. On n'en recueillit pas de fruits. C'est pourquoi je semai des fruits de la même plante en 1915. J'obtins 14 plantules qui eurent beaucoup à souffrir de l'attaque des insectes, de sorte qu'il ne m'en resta finalement plus que 8. Celles-ci se développèrent vigoureusement et devinrent de nouveaux individus *glabrulum luscum punctaticaule rubellum* (no. 3341 de l'herbier). La plante-mère avait poussé sur de l'argile et était par là plus vigoureuse et à feuilles plus petites que les descendants, qui furent cultivés sur du terreau fertile.

3. *glabrulum luscum impunctaticaule rubellum.* Cette combinaison est rare, tout comme la plupart des variétés *rubellum impunctaticaule.* J'ai dans mon herbier quelques individus de Rotterdam.

4. *glabrulum luscum impunctaticaule album.* Cette combinaison est assez commune aux Pays-Bas. J'ai dans mon herbier des plantes de divers endroits. M. Goethart sema pour moi le no. 852 en 1914. Il obtint 14 plantes qui portaient sur les feuilles inférieures deux taches pas tout à fait séparées et sur les autres une seule tache. Elles avaient toutes des épis blancs, pas de ponctuations sur les tiges et pas de teinte rouge ni d'anneaux sous les noeuds. On n'en recueillit pas de fruits. Je semai donc des fruits de la même plante encore une fois en 1915. J'obtins 15 plantules qui souffrirent beaucoup des insectes, de sorte que 11 seulement atteignirent leur plein développement. C'étaient tous des *glabrulum luscum impunctaticaule album.* La plante-mère avait poussé sur du limon et toutes ses parties étaient donc plus vigoureuses et plus petites que chez les descendants, qui furent cultivés sur du terreau fertile (no. 3343 de mon herbier).

5. *glabrulum lugubre impunctaticaule album.* Je ne trouvai

qu'une seule fois une plante de cette variété, dans une excursion faite en 1915 avec M. Henrard aux environs de Rotterdam. La plante ne fleurissait pas encore; c'est pourquoi M. Henrard l'emporta pour la planter dans son jardin et lui donner l'occasion de fleurir et de fructifier. Dans le jardin de M. Henrard elle était à l'ombre, ce qui a fait que les parties sombres des feuilles, surtout les bords, mais aussi les taches, étaient pâles sur les feuilles qui se sont développées dans la suite. Les grappes de fleurs étaient blanches et la plante fructifia abondamment. J'en semai quelques fruits en 1916, mais bientôt toutes les plantules, sauf 3, étaient mangées des limaces. Plus tard moururent encore deux jeunes plantes, de sorte qu'en définitive il ne me resta plus qu'un seul individu. Celui-ci eut beaucoup à souffrir des larves de *Pegomyia*, qui minèrent les feuilles. Après que la plante eut été débarrassée de ces larves et transplantée, elle se rétablit et devint une plante vigoureuse présentant sans modification les caractères de la plante-mère; mais, à cause du manque de place, elle dut être cueillie déjà au début de la floraison (elle devint le no. 3345 de mon herbier).

La première plante, celle que nous avions trouvée à l'état sauvage, s'était semée elle-même dans le jardin de M. Henrard, où cette variété se retrouva depuis lors, tous les étés, comme mauvaise herbe; ceci fournit, tout aussi bien qu'une expérience de culture, la preuve de la constance de cette variété.

6. *glabrulum biocule punctaticaule rubellum*. Cette variété n'est pas rare; la tache des feuilles est surtout apparente chez les petits individus. J'ai dans mon herbier des plantes de Rotterdam. En 1914 M. Goethart sema pour moi des fruits du no. 853. Il obtint 15 plantes qui toutes avaient deux taches typiques. Les tiges étaient pointillées de rouge, les grappes florales étaient rouges. On n'en recueillit pas de branches pour l'herbier. Je semai donc encore une fois des fruits de la même plante en 1915. J'obtins beaucoup de plantules, dont je laissai se développer 10 individus. Un de ceux-ci mourut et il m'en resta 9 qui devinrent adultes; c'étaient de nouveau des *glabrulum biocule*

punctaticaule rubellum. La plante-mère avait poussé sur du limon et était donc plus vigoureuse et avait des feuilles plus petites que les descendants cultivés sur du terreau fertile.

7. *glabrulum biocule impunctaticaule rubellum.* Cette variété aussi n'est pas rare et tout aussi frappante que la précédente. J'en ai des individus de Rotterdam dans mon herbier.

C'est à cette variété qu'appartient la plante singulière, qui figure dans mon herbier sous le numéro 194; *c'est une plante à fleurs doubles.* Je la trouvai en 1910 sur un terrain exhaussé au moyen de vase draguée dans la rivière, près de Rotterdam. Elle était grande et vigoureusement développée, comme les innombrables autres individus de *Polygonum nodosum* qui l'entouraient. Elle attirait déjà de loin l'attention par ses grappes de fleurs courtes, mais magnifiquement développées, de couleur rose frais. En y regardant de plus près je voyais que les fleurs étaient déformées et constituées d'un pédoncule garni de pétales serrés et disposés en spirale, et dans les aisselles des feuilles inférieures il y avait parfois encore un bouton de petits pétales. Il n'y avait ni étamines ni styles et la plante ne portait aucune fleur normale La dimension des boutons était à peu près 2 × 3 à 5 mm. La plante ne donnait à aucun point de vue l'impression d'être malade. Je crois plutôt que c'était une variété qui avait pris naissance à l'endroit même, mais qui ne pouvait pas se multiplier à cause de sa stérilité absolue.

8. *glabrulum biocule impunctaticaule album.* Je dois rapporter à cette variété une plante que j'ai trouvée à Rotterdam en 1911 (no. 186). Elle s'écarte de *Polygonum nodosum* par les grappes de fruits vertes et les fruits un peu plus arrondis; mais pour le reste elle a si nettement le caractère de *danubiale*, que je ne saurais la classer comme *mesomorphum*. Au même endroit croissaient beaucoup d'autres individus de *Polygonum nodosum*, mais pas de *Polygonum tomentosum*. En 1912 M. Goethart sema pour moi des fruits de cette plante et j'en semai en même temps moi-même. Nous avons obtenu tous deux un parterre de grandes plantes, ayant tout à fait l'aspect de *Polygonum da-*

nubiale et qui étaient de nouveau la variété *biocule impunctaticaule* et portaient des infructescences vertes. Les plantes de M. Goethart croissaient sur un sol sableux, les miennes sur un terrain tourbeux. C'est ce qui fait que celles de M. Goethart avaient les feuilles plus petites et plus tomenteuses que les miennes, qui avaient les feuilles grandes et glabres (voir les nos. 557, 733 et 558 de mon herbier).

9. *glabrulum lentiginosum punctaticaule rubellum.* Je ne rencontrai cette variété très rare que deux fois; une fois j'en trouvai plusieurs individus, mêlés à la variété suivante, sur un terrain de débris à Rotterdam, où croissaient également d'autres variétés étrangères de *Polygonum* et où elle avait probablement été apportée avec des matériaux de construction d'autres pays; une autre fois j'en trouvai un seul individu sur un terrain qui avait été couvert de limon de rivière, près de Rotterdam. En 1913 j'envoyai à M. Goethart des fruits du no. 555, qui comprenait non seulement cette variété, mais encore la suivante (parce qu'à l'époque où je trouvai ces plantes je ne distinguais pas encore les variétés *punctaticaule* et *impunctaticaule*). M. Goethart obtint un groupe nombreux de plantes d'une seule forme, qui étaient nettement *lentiginosum rubellum*, mais en partie *punctaticaule*, en partie *impunctaticaule*, ce qui n'est pas étonnant. Une récolte considérable de branches fut faite pour l'herbier (nos. 860 et 789).

10. *glabrulum lentiginosum impunctaticaule rubellum.* Ainsi que je l'ai dit tantôt, je n'ai trouvé cette variété qu'une seule fois, avec la variété précédente.

11. *glabrulum lentiginosum impunctaticaule album.* Je trouvai cette variété une seule fois sur un terrain exhaussé au moyen de limon de rivière près de Rotterdam; c'était un seul individu dont les fleurs étaient encore à l'état de boutons. Rentré chez moi je mis la plante en pot, les fleurs s'ouvrirent, — elles étaient blanches, — mais bientôt les branches moururent rapidement l'une après l'autre et la plante périt avant d'avoir formé une

seule graine. Les restes de cette plante se trouvent dans mon herbier sous le no. 855.

12. *glabrulum emaculatum punctaticaule rubellum.* J'ai trouvé cette variété une seule fois sur un terrain recouvert de limon de rivière près de Rotterdam (no. 177). Lorsque je récoltai cette plante comme exemplaire typique de *Polygonum danubiale*, je ne faisais pas encore attention aux formes des taches sur les feuilles et ne connaissais pas encore la variété immaculée. Même plus tard, lorsqu'elle se trouva dans mon herbier, ses feuilles sans taches n'attirèrent pas mon attention, parce que dans l'herbier les taches pâlissent si souvent. En 1912 M. Goethart sema des fruits de cette plante et obtint un parterre de plantes bien développées. Je fus alors très étonné de voir que toutes les plantes étaient sans taches. En y regardant mieux je reconnus alors que la plante-mère aussi, conservée dans l'herbier, ne présentait pas trace de taches. Je constatai que la plante se montra constante dans d'autres caractères aussi de la variété. Seulement la plante mère avait cru à un endroit sec, ses feuilles étaient plus petites, l'inflorescence moins ramifiée, la tige présentait une tendance à s'étendre sur le sol. Les descendants croissaient sur un sol humide, avaient des tiges plus dressées, des inflorescences plus ramifiées et de plus grandes feuilles (nos. 732 et 553 de mon herbier).

13. *glabrulum emaculatum impunctaticaule rubellum.* Je trouvai cette variété deux fois près de Rotterdam, en 1913 et en 1915 (nos. 856 et 3348 de mon herbier).

14. *glabrulum emaculatum impunctaticaule album.* Je trouvai cette variété une seule fois près de Rotterdam en 1915 (no. 3347 de mon herbier).

§ 10. Polygonum syringifolium et ses variétés.

Je n'ai pas trouvé dans les auteurs la mention certaine de cette sous-espèce. Là où il est question de *Polygonum nodosum* à feuilles ovales on peut tout aussi bien avoir eu en vue le *Polygonum lanceifolium.*

Je n'ai pas trouvé de variétés d'après les taches des feuilles de cette sous-espèce. Elle était toujours caractérisée par la grande tache triangulaire, presque découpée en coin à la base (voir pl. I la fig. 5, qui n'est pas aussi typique que je l'aurais désiré). La floraison commence 15 jours environ plus tard que chez les autres sous-espèces de *Polygonum nodosum* croissant au même endroit. Souvent le *Polygonum syringifolium* frappe encore le regard par la nervation particulière des feuilles: les nervures latérales du premier ordre sont un peu en dessous de la surface de la feuille et entre ces nervures le limbe est un peu bombé. J'ai parfois constaté la même chose chez les feuilles supérieures de grands individus âgés de *Polygonum danubiale*, plus rarement chez d'autres sous-espèces.

Le *Polygonum syringifolium* se rencontre assez fréquemment aux environs de Rotterdam, où il est souvent importé, il est vrai, mais on le trouve aussi à des endroits où il doit s'être acclimaté depuis longtemps, comme dans des prairies et des potagers. Je le trouvai aussi une fois au bord d'un fossé dans l'Ooy, à Beek, près de Nimègue, où il croissait certainement à l'état sauvage. (Le seul échantillon de *Polygonum syringifolium* conservé dans l'herbier de la Société Botanique Néerlandaise a été récolté en 1865 par Van Hall, à Beek près de Nimègue.) On rencontre aussi bien des plantes à fleurs rouges que des plantes à fleurs blanches, mais il est remarquable que jusqu'ici j'ai toujours trouvé chez les deux variétés des tiges ponctuées de rouge. Je ne puis donc distinguer que les variétés *rubellum* et *album* (suivant Alexander Braun). En 1912 M. Goethart sema pour moi des fruits du no. 158 de mon herbier, un *rubellum*, et en même temps j'en semai moi-même. Nous avons obtenu tous deux des semis uniformes typiques, qui toutefois différaient un peu par leur aspect extérieur parce qu'ils n'avaient pas été cultivés sur la même espèce de terrain (nos. 2558, 548 et 549). En 1912 M. Goethart sema pour moi des fruits du no. 161, un *album*. Celui-ci encore se reproduisit sans modification (no. 550).

---

§ 11. Polygonum lanceifolium et ses variétés.

Je rapporte au *Polygonum lanceifolium* les *Polygonum nodosum* à feuilles lanceolées proprement dites, en exceptant toutefois le *Polygonum oligocladum* dont je parlerai tantôt. Il se peut que le *Polygonum lanceifolium* embrasse plusieurs types qu'il vaudrait mieux distinguer comme sous-espèces de même rang que le *Polygonum danubiale* et le *Polygonum syringifolium*, mais je ne dispose pas de données suffisantes pour faire cette distinction. Tout comme les autres sous-espèces de *Polygonum nodosum*, le *Polygonum lanceifolium* se présente sous un grand nombre de formes; celles-ci correspondent dans les stations diverses aux diverses formes des autres sous-espèces, mais le *Polygonum lanceifolium* a moins de tendance à donner des formes couchées. La découverte d'une plante que j'ai décrite comme *lineolatum* me décida à donner aux autres le nom de *lunulatum* (voir pl. II, fig. 6 et 7). Peut-être pourra-t-on distinguer encore plus de formes de taches foliaires nettes et constantes, mais il faudrait pour cela tout d'abord un examen approfondi de ces taches et des expériences de culture. Dans les herbiers je trouvai souvent des plantes sans taches. Il se peut fort bien qu'il existe une variété immaculée constante, mais je n'osai pas distinguer une pareille variété dans les plantes d'herbier aussi longtemps que je n'en avais pas encore vu de vivantes. Tout comme chez *Polygonum danubiale* on recontre ici les variétés *punctaticaule* et *rubellum* vis à vis des variétés *impunctaticaule* et *album*. Suivant De Bruyn on pourrait distinguer une variété *hirtulum*, constante par semis, à laquelle j'ai opposé la variété *glabrulum*. On trouvera d'autres détails concernant ces variétés à propos du *Polygonum danubiale*.

Des combinaisons possibles de ces variétés je connais les suivantes:

1. *hirtulum lunulatum punctaticaule*. Je trouvai une plante de cette variété dans l'herbier de Kok Ankersmit, conservé par la Société Botanique Néerlandaise. Sur l'étiquette accompagnant

l'échantillon on lit: Op blaauwe baggerklei in het Ankeveen bij Nigtevecht. 3 Aug. 1876. Planten 1½ M. hoog. Ank. (Sur de la vase bleue draguée dans l'Ankeveen près de Nigtevecht, le 3 août 1876. Plantes de 1½ m).

2. *glabrulum lunulatum punctaticaule rubellum.* C'est le *Polygonum nodosum* le plus commun dans les Pays-Bas; c'est d'ailleurs la variété qui est ordinairement considérée comme type du *Polygonum nodosum*, tandis que le *Polygonum lonchophyllum vulgatum impunctaticaule album* est donné comme type du *Polygonum tomentosum*. Il est clair, toutefois, que ce n'est que parce qu'elles sont si communes que l'on a pris ces variétés comme types, car elles ne donnent ni les moyennes des *Polygonum nodosum* et *tomentosum*, ni les extrêmes du *Polygonum lapathifolium*.

La première expérience de culture que je fis avec le *Polygonum lapathifolium* consista à semer des fruits des plantes de cette variété qui se trouvent dans mon herbier sous le no. 107. Ce sont pour la plupart de petits individus non-ramifiés, dressés, portant un petit nombre d'épis courts et des feuilles étroites fortement tomenteuses en-dessous, légèrement tomenteuses au-dessus. Une seule des plantes était assez grande et un peu ramifiée; elle manifestait d'ailleurs une tendance à se coucher. Je récoltai ces plantes en 1909 près de Rotterdam. En 1910 je semai quelques fruits, qui gisaient librement dans l'herbier, dans une caisse remplie de terre aride. Les six plantes que j'obtins étaient serrées les unes contre les autres. Elles étaient cependant plus grandes que les plantes-mères, les feuilles étaient plus larges, les inférieures tomenteuses en-dessous seulement, les autres glabres (nos. 108 et 109). De quelques unes de ces plantes je semai de nouveau des fruits en 1911. Je trouvais que le changement de forme n'avait pas été suffisamment grand et voilà pourquoi je donnai aux plantes plus d'espace et plus d'eau. Elles se trouvaient dans la même terre aride et trop à l'ombre. Comme résultat j'obtins des plantes de forte taille, fortement ramifiées, à larges feuilles et presque glabres. Par suite

de la situation ombragée, les feuilles devinrent beaucoup plus larges que je n'avais prévu et les grappes trop peu denses. Voilà pourquoi M. Goethart sema pour moi, en 1913, des fruits du no. 113 et je semai moi-même des fruits de la même plante, mais maintenant en pleine terre. Il était frappant de voir combien les plantes s'adaptèrent du coup aux nouvelles conditions. Chez M. Goethart, où les plantes croissaient sur un sol fertile, sableux et exposé au soleil, les plantes devinrent grandes, fortement ramifiées et de couleur fraîche, les feuilles un peu plus petites (no. 730). Les miennes, qui se trouvaient sur un terrain humide, tourbeux, mais fertile aussi et en plein soleil, étaient vigoureuses et à ramifications plus denses, de couleur plus mate et plus foncée et à feuilles plus grandes et plus larges (no. 588). Cette épreuve m'apprit une fois pour toutes la facilité avec laquelle le *Polygonum nodosum* s'adapte aux circonstances et la faible valeur systématique des différences qui en résultent. Mais, dans tous ces changements de forme, les taches des feuilles, la couleur des fleurs et la ponctuation des tiges ne varièrent presque pas. La ponctuation des tiges varia bien plus que je ne l'avais observé d'ordinaire dans d'autres semis, mais il n'y a là rien d'étonnant, car mes semis ne provenaient pas toujours d'une seule plante-mère.

A la variété *glabrulum lunulatum punctaticaule rubellum* appartient aussi une plante que je trouvai en 1911, près de Rotterdam, sur de l'argile humide (no. 97 de mon herbier) et qui se faisait remarquer par quelques caractères fort anormaux, que je ne puis pas bien mettre en rapport avec les conditions dans lesquelles la plante croissait. Les tiges étaient extraordinairement grosses, mais peu rigides, étendues dans tous les sens et fortement ramifiées, avec des rameaux droits; les articles étaient fortement dilatés en forme de massue. Les feuilles étaient assez petites, les grappes de fruits généralement garnies de feuilles jusqu'en haut. Les fruits tombaient en grande quantité. M. Goethart sema des fruits de cette plante en 1912 et j'en semai aussi moi-même. Nous pûmes constater tous deux que les

descendants avaient perdu tous les caractères étrangers et nous eûmes des *Polygonum lanceifolium* normaux; mais les caractères de variété susnommés revinrent sans modification (nos. 540 et 541).

A la même variété appartient encore une plante (no. 3388 de mon herbier) que je récoltai en 1919 près de Bussum, parce que j'y reconnus des caractères de *Polygonum tomentosum*, savoir des fruits plus grands et une inflorescence qui n'était pas en panicule. Voilà pourquoi je semai des fruits de cette plante en 1920. J'obtins 10 plantules, que je laissai toutes se développer. Une des plantes mourut, 9 devinrent de grandes plantes qui étaient des *Polygonum lanceifolium* à tous les points de vue et, tout comme la plante-mère, *glabrulum lunulatum punctaticaule rubellum* (no. 3400 de mon herbier).

En 1912 je trouvai quelques individus de cette variété près de Rotterdam; ils se distinguaient par la couleur particulièrement foncée de leurs fleurs (no. 545). M. Goethart en sema quelques fruits en 1913 et obtint un parterre de plantes qui se ressemblaient fort, sauf deux, et avaient de nouveau des fleurs foncées, ce qui prouvait que cette différence de coloration ne pouvait pas être attribuée aux circonstances. Les autres caractères de variété se représentèrent aussi sans modification. Toutefois, par leur culture sur un terrain sableux, les plantes avaient acquis un autre aspect que les plantes-mères, qui avaient poussé dans une prairie tourbeuse. Deux plantes de semis étaient tout différentes des autres. D'après les feuilles elles appartenaient au *Polygonum stenobelonum ;* elles étaient autrement ramifiées et avaient des fleurs beaucoup plus claires. On peut songer tout aussi bien à une impureté des fruits qu'à une hybridation avec *Polygonum syringifolium*. L'un est tout aussi bien possible que l'autre (no. 783 de l'herbier).

Une plante de cette variété que j'ai trouvée en 1915 près de Rotterdam, mérite une mention spéciale; elle avait des feuilles à taches jaunes particulièrement fortes; elle était cependant bien en fleurs et en fruits (no. 3353). Des plantes à taches jaunes

ne sont pas rares chez toutes sortes de sous-espèces de *Polygonum nodosum*, mais elles sont généralement le mieux reconnaissables lorsqu'elles sont jeunes et elles sont donc récoltées le plus souvent avant la fructification. Cette plante-ci portait des fruits. En 1917 M. H. N. Kooiman, qui a cette époque habitait Harlem, sema pour moi des fruits de cette plante. Il me communiqua plus tard par lettre qu'il avait obtenu environ 25 individus, donc 5 étaient de nouveau tachetés de jaune. Il résulte de là que chez le *Polygonum nodosum* les taches jaunes doivent être attribuées, dans une partie des cas du moins, à une propriété héréditaire.

Enfin, je dois mentionner sous cette variété le résultat d'une épreuve de semis, qui donna des résultats différents de tous les autres à un seul point de vue. En 1912 je trouvai près de Rotterdam, sur le même terrain où je trouvai le *Polygonum danubiale lentiginosum*, un individu de cette sous-espèce qui me frappa par ses grappes de fruits plus grosses et plus courtes, des fruits plus longs ($2\frac{1}{2}$ mm) et des tiges qui, ramifiées à la base, n'avaient presque pas de ramifications plus haut. La plante n'offrait d'ailleurs pas de ressemblance avec le *Polygonum tomentosum* (no. 546). Les fleurs étaient rouges, les tiges faiblement, mais nettement ponctuées de rouge. En 1913 M. Goethart sema des fruits de cette plante et obtint un parterre d'individus qui se distinguaient de la plante-mère par des caractères qui sont fortement dépendants de l'endroit de culture, mais avaient d'ailleurs le même aspect singulier. Les feuilles étaient plus étroites et plus tomenteuses, les tiges plus minces, les grappes de fruits moins grosses, les fruits un peu plus petits. Mais la ramification s'écartait tout autant de ce qu'elle est d'ordinaire et les fruits étaient encore plus grands qu'ils ne le sont généralement chez le *Polygonum lanceifolium* (no. 784 de mon herbier). Une chose était étrange: les tiges de toutes les plantes étaient sans ponctuation.

Il m'a semblé que sur ce seul individu je ne pouvais établir une nouvelle sous-espèce ou variété. Il se peut que l'on puisse

distinguer chez le *Polygonum lanceifolium* encore d'autres sous-espèces pareilles, de rang inférieur, mais il faudrait, pour trancher cette question, en faire avant tout un examen plus approfondi.

3. *glabrulum lunulatum punctaticaule album.* J'ai trouvé quelques fois cette combinaison rare près de Rotterdam. Du no. 845 de mon herbier, une plante très vigoureuse, M. Goethart sema pour moi des fruits en 1914. Il repiqua 15 plantes qui se développèrent vigoureusement et devinrent des individus tout aussi typiques que la plante-mère avec des fleurs blanches et des tiges ponctuées. Chose remarquable dans ce semis, la tache était plus grande qu'elle ne l'est d'ordinaire chez le *Polygonum lanceifolium* et les plantes rappelaient en quelque sorte le *Polygonum syringifolium.* Elles fleurissaient aussi un peu plus tard que les semis voisins de *Polygonum lanceifolium*, ce qui est aussi un caractère du *Polygonum syringifolium.* Je rappellerai ici encore une fois que précisément chez le *Polygonum syringifolium* la coloration blanche de la fleur est toujours combinée à une ponctuation rouge des tiges. De ces plantes M. Goethart ne récolta que des fruits. Ceux-ci me donnèrent en 1915 une nouvelle génération et j'en cultivai 8 plantes. Bien qu'elles aient eu fort à souffrir de *Gastroidea viridula* elles se développèrent jusqu'à devenir des plantes de haute taille, qui présentaient de nouveau les mêmes caractères (no. 3355 de l'herbier).

4. *glabrulum lunulatum impunctaticaule rubellum.* Cette variété est assez commune. Je la trouvai quelques fois près de Rotterdam. En 1914 M. Goethart sema pour moi des fruits du no. 843, une plante fort typique. Il repiqua 14 plantes, qui se développèrent vigoureusement, reproduisirent tout à fait le type de la plante-mère et présentèrent les caractères de variété susmentionnés sans modification. M. Goethart n'en récolta que des fruits. En 1915 j'en cultivai moi-même une nouvelle génération. Je repiquai 11 plantes qui eurent fort à souffrir de *Gastroidea viridula*, mais devinrent néanmoins vigoureuses et présentèrent de nouveau les caractères de la variété sans changement (no. 3354). Je remarquai dans cette culture que les feuilles

inférieures les plus grandes portaient nettement deux taches, un phénomène que j'avais également observé chez le *Polygonum danubiale luscum*.

5. *glabrulum lunulatum impunctaticaule album*. Cette variété est commune et j'en ai dans mon herbier des exemplaires de divers endroits des Pays-Bas.

6. *glabrulum lineolatum punctaticaule rubellum*. En 1915 je trouvai avec M. Henrard près de Rotterdam une plante de *Polygonum lanceifolium*, qui commençait à fleurir et qui se faisait remarquer par la nature particulière de la tache de sa feuille (voir pl. I, fig. 7). Sur les feuilles inférieures la tache avait la forme d'un triangle isocèle étroit, plus étroit encore sur les feuilles plus élevées, et sur les feuilles supérieures on ne voyait plus rien qu'une étroite raie brun foncé sur la nervure médiane. J'en rassemblai quelques branches pour mon herbier (no. 3358) et M. Henrard emporta la plante pour la mettre dans son jardin et lui permettre de former des fruits. Dans le jardin de M. Henrard la plante se trouvait à l'ombre et bientôt les taches pâlirent tout à fait. Lorsque la plante fut en fruits je la mis dans mon herbier (no. 3359). En 1916 je semai une partie des fruits et j'obtins beaucoup de plantules, dont la plupart furent bientôt mangées par les limaces, de sorte que finalement il ne me resta qu'une seule plante. Je la transplantai en un endroit plus sûr et là elle se développa bien et il se forma sur ses feuilles la tache typique que j'avais également vue chez la plante-mère. Plus tard les plantes environnantes menacèrent de la recouvrir et je dus la transplanter de nouveau. Maintenant elle était trop à l'ombre et sur les nouvelles feuilles les taches disparurent de nouveau. Au point de vue de la fleur et de la couleur de la tige la plante était comme la plante-mère (no. 3360 de l'herbier). Cette variété s'acclimata dans le jardin de M. Henrard et, depuis que la première plante trouvée y a fructifié, il en pousse chaque été plusieurs individus très typiques, ce qui prouve leur constance tout aussi bien qu'une expérience de culture.

§ 12. Polygonum oligocladum.

Je mentionne sous ce nom un *Polygonum nodosum* que provisoirement — et peut être à tort — je sépare du *Polygonum lanceifolium* en en recommandant l'étude. Il a des feuilles lancéolées et devrait pour cette raison être classé sous le *Polygonum lanceifolium*, mais son aspect est fort différent. Je l'ai trouvé deux fois; une première fois, en 1910, j'en découvris un seul exemplaire (no. 147 de mon herbier); une seconde fois, en 1911, j'en trouvai trois (no. 148), les deux fois près de Rotterdam sur un terrain recouvert de limon de rivière. La plante de 1910 attira déjà fortement mon attention, mais les plantes de 1911 étaient encore plus remarquables. Les quatre plantes n'avaient pas atteint le même degré de développement et donnaient ainsi ensemble une image du développement de ce *Polygonum*. Les quatre plantes avaient poussé sur un terrain fertile, à un endroit découvert. Or, dans ces conditions, le *Polygonum oligocladum* est une plante vigoureuse, avec une tige principale ayant à peu près ½ cm. d'épaisseur, et atteignant jusqu'à 1 m. de longueur; elle est couchée à la base, plus loin elle est dressée et elle porte à son extrémité une panicule de grappes, qui a d'abord quelques décimètres de longueur et est feuillée à la base, mais qui plus tard s'agrandit encore par le développement à sa base de quelques rameaux florifères. Jusqu'au moment de la floraison de la panicule principale la tige capitale n'est presque pas ramifiée et ne porte dans toutes ses aisselles que de courtes branches qui ne se développent pas avant que la panicule principale forme des fruits. La tige principale de la plante 148*a* est coupée à 15 cm. environ du sol, mais une seule grosse branche se dresse sur le tronçon et a l'aspect de la branche principale des autres plantes. Les autres branches sont restées petites. L'échantillon 148*b* est une plante intacte, à un état de développement un peu plus avancé, qui forme déjà des fruits et dont quelques branches poussent déjà à la base. La plante 148*c* est encore plus développée. Sous la panicule poussent quelques rameaux axillaires

qui ajoutent leur inflorescence à la panicule principale. De la base de la tige partent déjà plusieurs branches latérales, qui imitent en petit la tige principale. L'individu 147 est le plus avancé. Diverses branches qui succèdent aux rameaux de la panicule sont développées et agrandissent la panicule; la plupart des rameaux axillaires ont poussé et portent même déjà des fruits; seules les branches latérales de la partie moyenne de la tige sont encore courtes.

Les feuilles du *Polygonum oligocladum* sont lancéolées et ont leur plus grande largeur à $\frac{1}{4}$ de la longueur. Elles sont plus étroites et plus acuminées que chez le *Polygonum lanceifolium*; la tache foliaire aussi est plus pointue. Les grappes de fruits sont particulièrement élancées et penchent; les fruits sont un peu plus grands qu'ils ne le sont d'ordinaire chez le *Polygonum nodosum*: ils ont $2\frac{1}{2}$ mm. de longueur et 1,8 mm. environ de largeur. Les gaines des 4 plantes étaient glabres, les tiges ponctuées de rouge, les fleurs rouges.

Les plantes étaient, sans aucun doute, importées de l'étranger, mais j'ignore totalement le lieu d'origine. La vase de la rivière peut amener des semences de toutes les contrées, car à Rotterdam viennent des navires de beaucoup de nationalités. Je ne suis pas parvenu à faire germer les fruits de ces plantes. Je ne doute pas cependant que la plupart des propriétés susmentionnées ne soient constantes.

§ 13. Polygonum eurybelonum.

Je réunis sous ce nom les formes intermédiaires entre le *Polygonum danubiale* et le *Polygonum syringifolium*, que j'ai rencontrées quelques fois en des endroits où ces deux sous-espèces croissaient entremêlées. Je compte parmi elles entre autres le no. 3362 de mon herbier. Cette plante, trouvée à Rotterdam en 1915, ressemble le plus au *Polygonum danubiale*, mais se faisait remarquer par la grande tache foliaire foncée, de forme plutôt

triangulaire, et par là elle ressemblait fort au *Polygonum syringifolium* qui croissait tout autour. En outre, les feuilles sont plus pointues que chez le *Polygonum danubiale* et la plus grande largeur se trouve souvent nettement au dessous du milieu. Le no. 3363 est une plante du même genre, mais qui ne fleurit pas. Peut-être le no. 3364 appartient-il aussi à cette sous-epèce. On peut évidemment distinguer des variétés d'après la couleur de la tige et de la fleur, tout comme chez les espèces parentes présumées (voir pl. I, fig. 8).

---

§ 14. Polygonum stenobelonum.

Je comprends sous ce nom les formes intermédiaires entre le *Polygonum syringifolium* et le *Polygonum lanceifolium*, que je rencontrai quelques fois aux endroits où ces deux sous-espèces croissaient côte à côte; je range sous ce nom les nos. 3365, 3366, 3367, 3368, 3369 et 847 de mon herbier. Ces plantes ont les feuilles étroites comme le *Polygonum lanceifolium* ou un peu plus larges, mais elles ressemblaient fort au *Polygonum syringifolium* environnant par la forme de la tache des feuilles nettement en pointe de flèche. Cette plante aussi devrait encore être examinée de plus près. On peut distinguer des variétés d'après la couleur des fleurs et des tiges comme chez les espèces qui leur ont probablement donné naissance (voir pl. I, fig. 10).

§ 15. Polygonum semilatum.

Je comprends sous ce nom les formes intermédiaires entre le *Polygonum danubiale* et le *Polygonum lanceifolium*, que je trouvai quelques fois en des endroits où étaient réunis de nombreux individus de ces deux sous-espèces. J'y rapporte les numéros 3370 et 174 de mon herbier. Ces plantes rappellent le mieux le *Polygonum danubiale* par une partie plus ou moins grande des feuilles, qui n'ont pas leur plus grande largeur au tiers inférieur,

mais au milieu de la longueur et ne se terminent pas en pointe vers la base ni vers le sommet. Mais les feuilles les plus larges sont encore toujours plus étroites que chez le *Polygonum danubiale* (voir pl. I, fig. 9). Des variétés suivant la couleur de la fleur et de la tige sont à distinguer comme chez les espèces parentes présumées.

En 1913 M. Goethart sema pour moi des fruits du no. 174; il obtint un parterre uniforme de plantes qui de nouveau étaient nettement une forme intermédiaire entre les *Polygonum danubiale* et *Polygonum lanceifolium*. Je ne constatai pas de retour par scission vers les espèces parentes. M. Goethart en fit une grande récolte de branches pour l'herbier (no. 788). Comme la plante mère, les descendants étaient *punctaticaule rubellum*. Cette sous-espèce de *Polygonum lapathifolium* aussi mériterait une étude approfondie.

---

§ 16. Eclaircissements concernant la subdivision du Polygonum tomentosum en sous-espèces.

Pendant longtemps je n'ai pas pu distinguer chez le *Polygonum tomentosum* des sous-espèces comme chez le *Polygonum nodosum*, si je ne voulais pas, du moins, rapporter le *Polygonum leptocladum* à cette espèce au lieu d'en faire une espèce séparée (voir à ce sujet *Polygonum leptocladum*). Mais en 1919 je découvris qu'à côté de plantes à feuilles ovales-lancéolées on en trouve, mais très rarement, à feuilles larges, de sorte que nous pouvons distinguer chez le *Polygonum tomentosum*, comme chez le *Polygonum nodosum*, des sous-espèces d'après la forme de la feuille. Il est vrai que je ne saurais démontrer que, dans les limites des sous-espèces *euryphyllum* et *lonchophyllum* ainsi distinguées, la variabilité n'est pas tout à fait parallèle et que par conséquent le caractère de la largeur de feuilles a plus d'importance que celui de la dimension du fruit ou de la couleur de la fleur, mais, si je considère comme sous-espèces les variétés correspondantes de *Polygonum nodosum*, je dois bien agir de

même pour le *Polygonum tomentosum*. Inversément, ces sous-espèces parallèles de second rang affaiblissent la différence entre les *Polygonum nodosum* et *Polygonum tomentosum*, mais nous ne pouvons pas abandonner ces sous-espèces, avant que nous ayons constaté un parallélisme plus profond de leur variabilité. Si nous constations un jour ce parallélisme, nous devrions considérer comme indépendantes toutes les variations dans l'espèce *Polygonum lapathifolium*, et les *Polygonum nodosum* et *tomentosum* ne seraient plus que deux combinaisons fort éloignées de variétés, qui existent à peu près sans mélange dans une grande partie de leur domaine de distribution. Mais une variation en partie parallèle n'aurait rien d'étonnant chez des formes aussi proches parentes.

La constance des deux sous-espèces est prouvée par les expériences de semis, qui ont été mentionnées à propos des variétés.

---

§ 17. Polygonum euryphyllum.

J'ai fait la connaissance de cette espèce en 1919. Je ne l'ai trouvée qu'une seule fois; elle était représentée par un grand nombre d'individus offrant entre eux une très grande ressemblance; la description en sera donc brève. Elle ne diffère du *Polygonum lonchophyllum* que par les feuilles larges, courtes, obtuses, et peut donc être considérée comme le type *danubiale* du *Polygonum tomentosum*. Par la forme la feuille diffère cependant un peu de celle du *Polygonum danubiale* et principalement en ceci, que la plus grande largeur de la feuille se trouve le plus souvent un peu en bas du milieu, souvent vers $^1/_3$ de la longueur, de sorte que les feuilles ont la forme d'un ovale raccourci. Je trouvai le *Polygonum euryphyllum* en assez bien d'individus vigoureux, à demi couchés, dans un champ sableux au sud-est de Bussum. Je ne découvris pas de variétés, mais si je voulais dénommer les plantes comme je l'ai fait pour celles de *Polygonum lonchophyllum*, je les qualifierais de *vulgatum impunctaticaule*

album. Les plantes n'offraient pas le moindre rapprochement du *Polygonum nodosum*.

Je trouvai encore le *Polygonum euryphyllum* dans l'herbier de la Société Botanique Néerlandaise, où il provenait de deux endroits: un individu avait été récolté par Van Hoven près de Bois-le-Duc (pas d'indication d'année) et deux autres par K. Bisschop van Tuinen, en 1874, «tusschen boekweit bij Hilversum» (dans un champ de sarrasin près de Hilversum); ce dernier avait donc probablement été trouvé au même endroit que mes plantes.

Les plantes que j'ai trouvées sont placées dans mon herbier sous les nos. 3371 et 3372. Je semai une partie des fruits, qui gisaient dans la feuille 3371, en 1920. J'obtins un très grand nombre de plantules, dont j'en repiquai 50, qui devinrent sans exception des plantes adultes, portant des fleurs et des fruits. A part les feuilles situées tout en bas et tout en haut, qui étaient plutôt étroites, toutes les feuilles étaient arrondies. Les inférieures étaient ponctuées de noir, ainsi que cela s'observe souvent aussi chez le *Polygonum lonchophyllum*, les autres avaient une seule tache noire, qui avait une tendance à se diviser en deux. Toutes les branches de ces plantes, contenues dans mon herbier (sous les nos. 3393, 3394, 3395 et 3396) appartiennent à divers des 50 individus cultivés. Les plantes que je laissai se développer le plus longtemps devinrent plus grandes que la plante-mère, mais pour le reste elles lui ressemblaient exactement.

---

§ 18. Polygonum lonchophyllum et ses variétés.

Cette sous-espèce, le *Polygonum tomentosum* ordinaire, paraît être à peu près le même type de *Polygonum tomentosum* que le *Polygonum lanceifolium* l'est du *Polygonum nodosum*. Toutefois les feuilles de *Polygonum lonchophyllum* sont moins allongées que celles du *Polygonum lanceifolium*, plus ovales et moins pointues. Elles ne sont, cependant, certainement pas du type *syringifolium*. La tache foliaire a à peu près la forme d'une demi-

lune, comme c'est ordinairement le cas chez le *Polygonum lanceifolium*. Le port de la plante varie moins que celui du *Polygonum nodosum* et ce sont d'autres circonstances qui font que la plante s'étale sur le sol. Je trouvai les individus couchés le plus souvent sur un terrain fertile et humide, par exemple sur de l'argile humide. Dans ce dernier cas les noeuds des grands individus étaient le plus souvent dilatés. Sur un terrain sec la plante est dressée, et dans des conditions misérables les plantes sont petites et dressées. Je ne trouvai pas de variétés dans les taches des feuilles chez cette sous-espèce. Elle offre cependant une variété que je ne connais chez aucune autre sous-espèce ou espèce voisine. Cette variété fut mentionnée pour la première fois par Grenier, comme le *Polygonum tomentosum* typique (son *Polygonum lapathifolium genuinum*) mais ce fut De Bruyn qui la distingua pour la première fois du *Polygonum tomentosum* à fruits luisants. Il la décrivit sous le nom de *Polygonum somphocarpum*; plus tard ce nom fut changé en *Polygonum pallidum somphocarpum*, et pour cette raison je l'appelle *Polygonum lonchophyllum somphocarpum*. Ce sont des plantes à fruits tout à fait mats. L'autre variété, à fruits luisants, De Bruyn l'a appelée *Polygonum pallidum vulgatum*, et je mentionne donc cette variété sous le nom de *Polygonum lonchophyllum vulgatum*. Les fruits de cette variété *vulgatum* ne sont pas parfaitement luisants, comme ceux du *Polygonum Persicaria* et du *Polygonum minus*; ils sont plus ou moins rugueux comme ceux du *Polygonum nodosum*, mais on ne peut néammoins pas dire qu'ils soient mats. La différence entre les variétés *somphocarpum* et *vulgatum* est grande et frappante. On ne comprend donc pas qu'on n'ait pas fait attention à cette variété *somphocarpum* à l'étranger et que nous la trouvions tout au plus mentionnée sous les synonymes de *Polygonum tomentosum*. Elle n'est pas rare dans les Pays-Bas et il en sera bien de même au-delà de nos frontières. Que la variété *somphocarpum* est constante, De Bruyn le savait déjà et les épreuves de semis mentionnées ci-dessous en fournissent une preuve suffisante.

D'ailleurs, tout comme les sous-espèces de *Polygonum nodosum*, le *Polygonum lonchophyllum* varie suivant la couleur de la tige et de la fleur; mais chez le *Polygonum lonchophyllum* la variété à grappes de fruits rouges est beaucoup moins répandue que la variété à grappes vertes, et la variété à tiges ponctuées de rouge est même très rare. Je me suis souvent demandé si cette variété à tiges ponctuées ne résulterait pas toujours d'un croisement avec le *Polygonum nodosum*, mais j'en trouvai des individus, qui d'ailleurs ne ressemblaient pas du tout au *Polygonum nodosum*, en des endroits où l'on ne rencontrait ni le *Polygonum nodosum*, ni des transitions vers cette sous-espèce. Ce n'est donc pas l'existence de cette variété qui est remarquable, mais sa rareté. Il est remarquable, en outre, qu'il ne semble pas exister de variétés de *Polygonum lonchophyllum* qui soient *punctaticaule album*, et que les variétés *impunctaticaule rubellum* sont moins rares que les variétés *punctaticaule rubellum*.

Parmi les combinaisons possibles de variétés j'en ai trouvé six.

1. *somphocarpum punctaticaule rubellum*. C'est la combinaison la plus rare. Jusqu'ici je ne l'ai trouvée qu'une fois en un seul individu dans un champ près de Plasmolen (commune de Mook), en 1915.

2. *somphocarpum impunctaticaule rubellum*. Cette variété aussi est rare. Je la trouvai quelques fois en des endroits où la variété suivante était commune. M. Goethart et moi, nous avons semé en même temps, en 1912, des fruits du no. 48 de mon herbier. M. Goethart obtint un petit parterre de plantes qui présentèrent les caractères de variété ci-dessus sans changements (no. 516). J'obtins moi-même 20 plantes, qui étaient aussi, sans exception, des *somphocarpum impunctaticaule rubellum*.

Du no. 520, sous lequel se trouvent 8 individus de cette variété, M. Goethart sema pour moi des fruits en 1914. Il obtint beaucoup de plantules, dont il repiqua 13; on constata dans la suite qu'il y avait 8 *rubellum* et 5 *album*, mais tous les individus étaient *somphocarpum impunctaticaule*. Ce haut pourcentage de plantes à grappes de fruits vertes ne saurait être

attribué à une impureté des fruits. Il est possible qu'un partie des plantes-mères étaient hétérozygotes et que par là une partie des descendants avaient des infructescences vertes.

3. *somphocarpum impunctaticaule album.* Depuis sa découverte par De Bruyn, cette variété a été souvent rencontrée dans divers régions des Pays-Bas. Elle n'est pas rare dans des champs sableux, mais, comme la variété *vulgatum* est excessivement répandue et que le caractère du fruit ne frappe que lorsqu'on se donne la peine de frotter entre les doigts quelques périgones contenant des fruits, dans les herbiers rassemblés par des personnes qui ne se sont pas spécialement occupées de *Polygonum* une petite partie seulement des plantes seront *somphocarpum.*

Déjà avant d'avoir trouvé moi-même cette variété, je semai en 1911 des fruits d'un exemplaire de l'herbier de M. M. Jansen et Wachter (no. 4308), récolté par eux en 1910 à Geulem, dans le Limbourg méridional. J'obtins 15 plantes, qui étaient de nouveau *somphocarpum impunctaticaule album.* Elles étaient plantées dans des caisses remplies de terre et déjà avant d'être cueillies elles donnaient des graines en abondance. Après que toutes les plantes eurent été récoltées fin juillet (nos. 54 à 57) et que la terre des caisses n'eut plus été arrosée, quelques-uns des fruits germèrent et il se développa de petites plantes non-ramifiées, qui fleurirent bientôt et portèrent des fruits que je recueillis en septembre (no. 58). Ces individus montrent nettement que de pareilles petites plantes non-ramifiées ne sont qu'une forme particulière provenant d'endroits secs.

En 1912 M. Goethart sema quelques fruits des plantes que j'avais cultivées en 1911. Il obtint un parterre de belles plantes, qui prouvèrent de nouveau la constance de cette variété (no. 527 de l'herbier).

Au printemps de 1911 je trouvai parmi des fruits de sarrasin du commerce 3 fruits dont je présumais qu'ils appartenaient à la variété *Polygonum tomentosum somphocarpum*, et que je semai pour cette raison. Un des fruits germa et donna une

vigoureuse plante de *Polygonum lonchophyllum somphocarpum impunctaticaule album* (no. 59). En 1912 M. Goethart en sema des fruits et obtint un parterre de plantes qui appartenaient de nouveau à la même variété (no. 528).

Du no. 52 de mon herbier, une plante que j'avais trouvée en 1911 sur un terrain inculte près de Rotterdam, et dont les tiges étaient tout a fait couchées (probablement foulées aux pieds), M. Goethart sema des fruits en 1912 et obtint un parterre de plantes dressées, qui étaient tout à fait semblables aux semis susmentionnés de la même année, poussant côte à côte avec les premières.

Du no. 50, des plantes qui avaient été récoltées dans le Limbourg en 1911 dans un champ sableux, M. Goethart sema également des fruits en 1912. Ils lui donnèrent un parterre de plantes, qui étaient de nouveau *somphocarpum impunctaticaule album* et presque tout à fait semblables aux autres plantes de la même variété, qu'il cultivait à côté.

4. *vulgatum punctaticaule rubellum*. Cette variété, je ne l'ai trouvée avec certitude qu'une seule fois près de Rotterdam. Cet individu (no. 71) ne présente d'ailleurs aucun caractère faisant songer au *Polygonum nodosum*. J'ai cultivé en outre des plantes typiques de cette variété en partant de graines qui m'avaient été envoyées en 1920 du Jardin Botanique de Rouen, sous le nom de *Polygonum Persicaria* (voir no. 3397 de mon herbier), et aussi partant de graines que j'avais reçues en 1920 du Jardin Botanique de Copenhague, sous le nom de *Polygonum tomentosum* (nos. 3397 et 3398).

5. *vulgatum impunctaticaule rubellum*. Cette variété est assez rare, mais moins cependant que la précédente. J'en ai dans mon herbier divers individus provenant de divers points des Pays-Bas.

6. *vulgatum impunctaticaule album*. Cette variété est une des mauvaises herbes les plus répandues dans les champs sableux de tous les Pays-Bas, surtout dans le diluvium; en beaucoup d'endroits il n'est pas mêlé à d'autres variétés de la même espèce.

En 1912 M. Goethart sema des fruits de la plante no. 60,

récoltée en 1911 entre Venlo et Ruremonde. Il obtint un parterre uniforme de plantes, qui de nouveau appartenaient toutes à la même variété (no 536).

En 1911 je trouvai parmi de la semence de sarrasin que j'avais achetée une graine que je tins pour *Polygonum tomentosum vulgatum*. Je la semai et elle me donna une plante chétive qui, après avoir formé quelques articles de tige, forma un article qui se composait de deux tiges soudées latéralement; cet article se bifurqua dans la suite et donna naissance à deux tiges principales de même grandeur. Lorsque la plante eut formé quelques fruits, je l'ai prise pour mon herbier (no. 62). C'était réellement un *Polygonum lonchophyllum vulgatum impunctaticaule album*.

---

§ 19. Polygonum leptocladum (pl. III).

Je n'ai trouvé cette plante singulière qu'un petit nombre de fois. Elle était tellement remarquable, typique et uniforme et si constante dans les semis que je la recommande tout particulièrement pour qu'on en fasse l'étude.

Je la trouvai la première fois en 1910, sur un terrain exhaussé au moyen de limon de rivière près de Rotterdam (voir les nos. 83 et 84 de mon herbier). Elle se distinguait parmi le *Polygonum tomentosum* environnant par la ténuité et la longueur extraordinaires des articles des tiges et, lors de la dessiccation pour l'herbier, elle se faisait remarquer par le fait que les fruits ne se détachaient à peu près pas. L'endroit où je la découvris faisait présumer qu'elle était importée. En 1911 je trouvai près de Reuver (entre Venlo et Ruremonde) un grand champ d'ornithope cultivé couvert de cette espèce (no. 89). Par la sécheresse de l'endroit et aussi par suite de la sécheresse excessive du temps les plantes étaient petites, à feuilles étroites et tomenteuses, à moitié stériles et malaisément reconnaissables. Je ne trouvai pas d'autre *Polygonum leptocladum* dans les environs; tous les champs de la région étaient couverts de *Polygonum lonchophyllum*. Il est

donc probable que ce *Polygonum leptocladum* était venu de l'étranger avec les graines d'ornithope.

En 1911, 1913 et 1914 je trouvai cette sous-espèce encore une fois près de Rotterdam et en 1915 près de Dordrecht.

Je trouvai encore le *Polygonum leptocladum* dans l'herbier de M. M. Jansen et Wachter, qui l'avaient récolté en 1906 près de Rotterdam (nos. 4288 et 4299), et en 1913 près de Schiedam (no. 10571), les deux fois sur du limon de rivière, et encore en 1917 sur le terrain à déchets d'une minoterie à Wormerveer (no. 18938). Dans l'herbier de M. A. W. Kloos j'ai trouvé des plantes recueillies par lui au même endroit en 1914. Toutes ces plantes ont été collectionnées évidemment pour leur aspect étrange, ce qui prouve bien que ce n'est pas uniquement pour moi que cette plante est bien reconnaissable. Déjà la première fois que je la découvris elle me frappa par son port particulier et plus tard je reconnus divers caractères qui l'accompagnent toujours. Ce qu'il y a de plus remarquable, c'est que cette sous-espèce varie si peu et que les plantes de tous les lieux de provenance présentent les caractères avec la même netteté. A l'examen superficiel on trouve bien de très grandes différences, mais les semis m'ont appris qu'elles sont dues aux circonstances.

En général les plantes sont dressées; seuls les grands individus ont la tige couchée à la base. Les tiges se font remarquer par leurs articles longs et minces, surtout au-dessus, mais, chez les petits individus, ce caractère est moins prononcé que chez les grands. En moyenne les feuilles sont plus étroites que chez le *Polygonum lonchophyllum*, mais elles varient d'après l'endroit où elles poussent; chez les grands individus d'endroits humides elles peuvent être larges et lancéolées, chez les petits individus des terrains secs elles sont très étroites.

La tendance des feuilles à être tomenteuses est moindre que chez le *Polygonum tomentosum*, mais les feuilles des petites plantes d'endroits secs peuvent être néanmoins couvertes en dessous d'un revêtement tomenteux serré. Parfois toutes les feuilles des grandes plantes sont glabres. Les fleurs ont une

forte tendance à devenir vertes, mais sur un terrain sec cette tendance ne se manifeste presque pas. Déjà durant la floraison les fleurs ont plus de chlorophylle que celles du *Polygonum tomentosum*; plus tard elles sont tout aussi vertes que les feuilles. Aux endroits secs le périgone reste plus court que chez le *Polygonum tomentosum*; le contour en est carré et au sommet il est ouvert. Mais, si la plante croît sur un sol humide et fertile, la tendance à verdir apparait. Les sépales latéraux se développent alors souvent en longueur, sont droits et en quelque sorte en forme de capuchon, ou même plusieurs fois plus longs que le fruit et souvent transformés en petites feuilles à la base des infructescences. On remarque aussi que les grappes de fruits ne se dépouillent presque pas dans l'herbier, de sorte que la plante paraît moins endommagée que d'autres individus de *Polygonum lapathifolium*. Cela n'empêche pas qu'à première vue la plante ressemble tellement au *Polygonum tomentosum* qu'un observateur superficiel la confondrait avec cette sous-espèce. Voilà pourquoi j'ai hésité pendant longtemps où je rangerais la plante. Quiconque ne la connaît pas bien serait tenté de la classer sous le *Polygonum tomentosum* etde l'opposer avec cette sous-espèce au *Polygonum nodosum*. Mais quelqu'un qui la connaît mieux doit voir qu'elle a plusieurs caractères distinctifs qu'on ne rencontre ni chez le *Polygonum nodosum*, ni chez le *Polygonum tomentosum*. D'ailleurs, comme je n'en connais pas de transitions à d'autres espèces et qu'elle a peut-être un domaine de distribution propre à l'étranger (Amérique?), il y aurait des raisons pour la placer provisoirement comme espèce à côté du *Polygonum lapathifolium*. Cette dernière extrémité m'a paru provisoirement peu recommandable, mais je n'ai pourtant pas pu me résoudre à réunir le *Polygonum leptocladum* et le *Polygonum tomentosum*. Cela n'aurait, d'ailleurs, fait que rendre la nomenclature encore plus compliquée.

En 1911 je semai dans mon jardin, en pleine terre, des fruits des plantes trouvées en 1910 (no. 84). Il en sortit un groupe de belles plantes typiques, dont je fis une ample récolte de branches pour mon herbier (nos. 85, 86 et 87). En 1912 M. Goethart

sema quelques fruits tombés du no. 86 et j'en semai moi-même dans mon jardin. Nous avons obtenu tous deux un groupe de plantes typiques. Celles de M. Goethart étaient plus petites que les miennes, parce qu'elles avaient poussé sur un sol sableux. Je n'en conservai pas d'individus. Mes plantes, qui avaient crû sur un sol fertile, étaient grandes et présentaient une forte tendance à la virescence (voir les nos. 725 à 728 de mon herbier). Des plantes que j'avais récoltées dans le champ d'ornithope entre Venlo et Ruremonde M. Goethart sema des fruits en 1912, parce que je doutais que ces plantes fussent bien de véritables *Polygonum leptocladum*. Cela provenait de ce que, l'été de 1911 étant très sec, les plantes étaient à moitié stériles, tout comme le *Polygonum tomentosum* qui l'entourait. Le semis se trouvait à côté des plantes précédentes, était tout aussi typique et ne s'en distinguait pas. On n'en conserva pas de plantes pour mon herbier. Voilà pourquoi M. Goethart fit pour moi un nouveau semis des mêmes fruits en 1913; de nouveau les plantes étaient très caractéristiques (nos. 777 et 861).

En 1912 M. Goethart sema un petit nombre de fruits d'une plante que je trouvai en 1911 près de Rotterdam; il obtint deux plantes fort typiques, qui ne furent cependant pas conservées. C'est pourquoi il fit en 1913 un nouveau semis de quelques fruits et obtint ainsi une seule plante, qui était très typique et se trouve maintenant dans mon herbier sous le no. 862.

Le *Polygonum leptocladum* est déjà indiqué, mais sans nom, dans le Lijst van wild-groeiende planten in Zuid-Limburg de M. A. de Wever (tome 4, p. 12, ligne 9 et suiv.).

§ 20. Polygonum mesomorphum et ses variétés.

Dans mon étude des *Polygonum nodosum* et *Polygonum tomentosum* j'ai examiné si ces deux espèces étaient nettement tranchées, ou bien, s'il existait un hybride stérile, ou s'il y avait une variabilité transgressive, ou seulement des transitions ap-

parentes par variabilité convergente, ou encore de véritables formes intermédiaires ou des hybrides fertiles.

J'ai déjà parlé de la variabilité convergente en discutant les résultats généraux des expériences par semis, et je dirai encore une fois que les degrés extrêmes de sécheresse et d'humidité, de fertilité et d'aridité, ainsi que le manque de lumière sont des facteurs fortement égalisants.

L'existence de variétés héréditaires parallèles rend aussi la distinction parfois difficile. Des fleurs rouges et des tiges ponctuées sont généralement données comme typiques pour le *Polygonum nodosum*, des grappes de fruits vertes et des tiges incolores comme typiques pour le *Polygonum tomentosum*. Cela est inexact, comme on l'a vu dans la description des variétés héréditaires de ces espèces; mais même un observateur expérimenté se laisse parfois duper par l'impression trompeuse que font ces caractères.

Une variabilité transgressive n'existe pas à ce point que les espèces ne puissent pas toujours être distinguées les unes des autres. La grandeur du fruit surtout est un caractère auquel on peut se fier pour faire la distinction. Il est vrai que sur un sol fertile le *Polygonum nodosum* a des fruits plus grands et plus arrondis, et que le *Polygonum tomentosum* d'un terrain aride a les fruits plus petits, mais, aux endroits où l'hybridation est impossible, les dimensions des fruits ne se rencontrent pas. Ce ne sont pas, d'ailleurs, les variétés à grands fruits de *Polygonum nodosum* qui se confondent le plus aisément avec le *Polygonum tomentosum*.

Je n'ai pas trouvé d'hybride stérile de ces deux espèces. D'ailleurs, des plantes stériles ne sont pas toujours des hybrides. Sur un terrain sec les fruits du *Polygonum lapathifolium* sont fréquemment stériles en partie et, par le développement imparfait des fruits, les grappes ont souvent un aspect misérable, ainsi que j'ai pu l'observer pendant l'été sec de 1911.

Ce que j'ai bien trouvé, ce sont des formes intermédiaires qui n'étaient pas moins fertiles que le *Polygonum nodosum* et le *Po-*

lygonum tomentosum. La constatation de pareilles formes n'est pas une nouveauté, car divers auteurs reconnaissent même qu'il ne leur est pas possible de bien séparer le *Polygonum nodosum* et le *Polygonum tomentosum* à cause des nombreuses transitions entre les deux Bien d'autres causes, sans doute, en sont également responsables, mais je ne doute pas que les véritables formes intermédiaires n'y soient pour quelque chose. Or, j'ai toujours cherché à séparer ces véritables formes intermédiaires des apparentes et à décider, si possible, si l'on pouvait distinguer un hybride primaire, ou bien, s'il existe une série continue de transitions, et à établir, dans ce dernier cas, jusqu'à quel point ces formes intermédiaires sont communes.

Après avoir cherché longtemps j'ai trouvé:

1°, qu'aux endroits où le *Polygonum nodosum* et le *Polygonum tomentosum* croissent séparément, dans les Pays-Bas, on ne rencontre pas de transitions;

2°, qu'aux endroits où ces espèces croissent entremêlées, il y a des formes de transition;

3°, que ces formes de transition sont très peu nombreuses en comparaison du nombre des plantes appartenant aux espèces pures;

4°, que pour la plus grande partie ces formes de transition appartiennent à un type bien caractérisé, qui réunit en soi, d'une façon constante, des caractères des deux espèces, et que d'autres formes intermédiaires sont beaucoup plus rares.

Pour cette raison je considère le type intermédiaire en question comme l'hybride primaire, fertile, avec ses descendants semblables à lui, et les autres produits intermédiaires, beaucoup plus rares, ou bien comme produits d'hybridation de l'hybride primaire et des espèces parentes, ou bien comme produits de scission de cet hybride primaire. Voilà pourquoi il m'a semblé utile de donner la description de cet hybride et de lui donner un nom. Je l'ai nommé *Polygonum mesomorphum.*

Par son aspect et sa couleur le *Polygonum mesomorphum* ressemble le mieux au *Polygonum tomentosum*, mais le plus souvent

il est plus délicat dans toutes ses parties. Par sa tendance au tomenteux, il se trouve entre les deux. Le fruit est un peu plus grand que celui du *Polygonum nodosum*, mais sa forme est celle du fruit du *Polygonum tomentosum*. Par là les grappes de fruits ne sont pas beaucoup plus grosses que celles du *Polygonum nodosum ;* le plus souvent elles sont moins rigides que celles du *Polygonum tomentosum*, mais moins souples que celles du *Polygonum nodosum.* L'inflorescence aussi est intermédiaire entre celles des deux espèces, mais, vu la grande variation de l'inflorescence dans les deux espèces, il n'est pas bien possible de décrire celle du *Polygonum mesomorphum*. La netteté de la tache foliaire, déjà si variable dans les deux espèces, varie ici entre les limites extrêmes.

Si nous admettons que le *Polygonum mesomorphum* est un hybride entre le *Polygonum nodosum* et le *Polygonum tomentosum*, diverses questions se présentent concernant la variabilité et la constance de cet hybride, auxquelles je ne puis donner qu'une réponse partielle et qui ouvrent un vaste domaine de recherches nouvelles. C'est ainsi que se présente tout naturellement la question de savoir jusqu'à quel point la variabilité des espèces parentes se retrouve chez l'hybride. En effet, le retour de la variabilité des espèces parentes présumées peut nous confirmer dans l'idée que nous avons affaire à un hybride.

A cela je puis répondre que la couleur des fleurs et des tiges varie comme chez les espèces. De sorte qu'on peut distinguer une variété *rubellum* d'une variété *album* et une variété *punctaticaule* d'une variété *impunctaticaule*. Ensuite je n'ai pas encore trouvé le *Polygonum mesomorphum* en des endroits où l'on rencontre le *Polygonum oligocladum*, le *Polygonum euryphyllum* ou le *Polygonum lonchophyllum somphocarpum*. Ces variétés, et quelques autres encore, très rares, peuvent donc rester hors de considération et la question est surtout de savoir si les hybrides provenant du croisement des *Polygonum danubiale*, *syringifolium* et *lanceifolium* avec le *Polygonum lonchophyllum* sont reconnaissables séparément.

On peut évidemment s'attendre à ce que l'hybride du *Polygonum lanceifolium* et du *Polygonum lonchophyllum* soit le plus commun et c'est un *Polygonum mesomorphum* avec des feuilles lancéolées ordinaires que l'on a en effet le plus souvent trouvé. Je l'ai distingué sous le nom de *Polygonum semilanceifolium* et j'en ai dans mon herbier des exemplaires trouvés en divers endroits à des dates diverses, le plus souvent des environs de Rotterdam.

Un hybride des *Polygonum danubiale* et *lonchophyllum* doit être un *Polygonum mesomorphum* à feuilles de *semilatum*. Je dois identifier à celui-ci les plantes de mon herbier placées sous les nos. 842[a] et 3383. La première a nettement la feuille de *semilatum*, la deuxième moins, mais sur les feuilles inférieures on voit très nettement deux taches presque complètement séparées, comme elles se présentent si souvent chez le *Polygonum danubiale*. A une plante que je trouvai dans l'herbier de M. M. Jansen et Wachter, sous le no. 18940, je voudrais également donner le nom de *Polygonum mesomorphum semidanubiale*.

Je n'ai jamais trouvé d'hybride de *Polygonum syringifolium* et *lonchophyllum*. Mais, en semant des fruits que je reçus du Jardin Botanique d'Helsingfors, sous le nom de *Polygonum lapathifolium*, je cultivai 37 plantes qui se ressemblaient parfaitement et offraient tous les caractères de *Polygonum mesomorphum*, mais avaient des feuilles ovales-lancéolées assez larges qui, par leur forme et par la grande tache foliaire en pointe de flèche, faisaient présumer l'influence du *Polygonum syringifolium*. C'est pourquoi j'appelle ces plantes *Polygonum semisyringifolium*.

Je possède trois variétés de *Polygonum semilanceifolium :*

1. *punctaticaule rubellum*, que je rencontrai à diverses reprises près de Rotterdam.

2. *impunctaticaule rubellum*, dont je possède dans mon herbier, sous le no. 841, deux individus également récoltés à Rotterdam.

3. *impunctaticaule album*, dont je possède des plantes de La Haye et de Rotterdam. Des nos. 92, 93, 94 et 96 de mon herbier

M. Goethart sema des fruits en 1913 et obtint 4 parterres de plantes contigus qui étaient très uniformes, différaient dans le jeune âge par quelques détails, mais plus tard se ressemblaient fort et avaient l'aspect extérieur caractéristique du *Polygonum mesomorphum;* à cette époque cette variété était encore nouvelle pour moi, de sorte que j'étais fort étonné de ne pouvoir rapporter ces plantes ni au *Polygonum nodosum*, ni au *Polygonum tomentosum* (voir les nos. 778, 779, 781 et 780 de mon herbier). Du troisième de ces semis M. Goethart sema en 1914 une seconde génération et repiqua 14 plantes, qui de nouveau étaient très uniformes et étaient de nouveau des *mesomorphum* typiques. Je ne constatais rien d'une dissociation des caractères donnant des formes se rapprochant des parents.

Dès que nous faisons attention aux plantes qui sont intermédiaires entre le *Polygonum mesomorphum* et les parents présumés, ou qui réunissent d'autre façon les caractères de ces espèces, nous remarquons que les caractères deviennent peu nets, de sorte qu'à la rigueur nous pourrions classer ces plantes parmi l'une des sous-espèces *Polygonum nodosum*, *tomentosum* ou *mesomorphum*. C'est ainsi que j'ai dans mon herbier des plantes que je tiens pour *Polygonum nodosum*, mais qui ont des fruits de 2½ mm, ou encore des plantes que je voudrais qualifier de *tomentosum*, si les fruits n'avaient pas 2½ mm, n'étaient donc pas beaucoup plus petits que d'ordinaire, et si la tache foliaire n'était pas aussi noire. Une autre plante encore a l'aspect de *tomentosum*, mais des grappes de fruits moins serrées, des fruits un peu petits et la couleur fraîche et les fleurs blanches de *Polygonum nodosum*. Et ainsi de suite. Je ne crois pas qu'il soit utile ni nécessaire de décrire toutes ces plantes.

Elles m'ont cependant prouvé que le *Polygonum mesomorphum* n'est pas la seule forme intermédiaire entre les *Polygonum nodosum* et *tomentosum*, bien que les autres soient beaucoup plus rares. Toutes ces formes de transition m'ont, dans leur ensemble, fourni la preuve que conformément aux usages en systématique le *Polygonum nodosum* et le *Polygonum tomen-*

tosum ne peuvent pas être séparés, mais devraient être réunis sous le nom commun de *Polygonum lapathifolium*.

Enfin, on ne doit pas perdre de vue que même pour un observateur exercé il est souvent très difficile de distinguer les diverses variétés et sous-espèces. Il est infiniment plus difficile de bien juger des plantes d'herbier que des plantes vivantes et même en pleine nature ces dernières ne sont pas déterminées en passant. Pour établir des formes critiques de *Polygonum* on doit souvent entreprendre des excursions spéciales vers des terrains où diverses formes croissent entremêlées, de sorte qu'une bonne comparaison est possible. On doit d'ailleurs être bien disposé, car on risque fort de perdre la tête au milieu de cette grande quantité de plantes qui se ressemblent si fort. La détermination d'un *Polygonum* est beaucoup plus difficile que celle de bien d'autres mauvaises herbes, *Rumex* par exemple, et le jugement que l'on porte est fortement influencée par l'état d'esprit au moment de la détermination. Une fois qu'un *Polygonum* est déposé dans l'herbier, il perd beaucoup plus qu'un *Rumex* toutes espèces de caractères. A mon avis ce n'est pas du tout la généralité de répartition des *Polygonum* qui fait qu'on s'occupe si peu de ces plantes, ainsi que le pense Alexander Braun ; c'est plutôt leur variabilité surprenante, le pêle-mêle de variétés constantes et de modifications locales, les caractères peu tangibles et l'aspect peu frappant de ces plantes dans les herbiers. Je crois cependant qu'une observation attentive en pleine nature combinée à des expériences de semis et, si possible, à des expériences d'hybridation, nous conduira, ici comme ailleurs, à voir clair dans la multiplicité des espèces et finalement aussi à comprendre les affinités des nombreuses formes offertes par la nature. Le but de mon travail était d'apporter une faible contribution à cette connaissance.

---

§ 21. Résumé des résultats.

1. Une subdivision systématique du *Polygonum lapathifolium* a échoué jusqu'ici parce qu'il était impossible de distinguer les variétés héréditaires et non-héréditaires par la simple observation à l'état sauvage et parce que des expériences par semis avaient été faites en trop petit nombre.

2. En semant les unes à côté des autres diverses variétés on constate que toutes sortes de différences, dont quelques-unes très grandes, disparaissent subitement; d'autres, au contraire, et parmi elles de très faibles, restent constantes.

3. Dans l'espèce collective *Polygonum lapathifolium* on peut conserver comme sous-espèces le *Polygonum nodosum* de Persoon et le *Polygonum tomentosum* de Schrank. On peut y ajouter le *Polygonum mesomorphum*, qui est intermédiaire entre ces deux, et le *Polygonum leptocladum*, dont la place systématique n'est pas encore tout à fait certaine.

4. Dans le *Polygonum nodosum* on peut distinguer trois sous-espèces de rang inférieur, d'après la forme de la feuille: ce sont le *Polygonum danubiale* (Kerner), le *Polygonum syringifolium* et le *Polygonum lanceifolium;* on peut placer provisoirement sur la même ligne le *Polygonum oligocladum*, dont l'étude approfondie est à recommander.

5. Dans le *Polygonum tomentosum* il y a à distinguer deux sous-espèces d'après la forme de la feuille: le *Polygonum euryphyllum* et le *Polygonum lonchophyllum*.

6. Entre les sous-espèces de *Polygonum nodosum* on trouve, bien que rarement, des types intermédiaires, appelés *Polygonum eurybelonum*, *Polygonum stenobelum* et *Polygonum semilatum*.

7. Dans les limites des sous-espèces ainsi distinguées une subdivision systématique plus profonde est impossible pour le moment, mais on peut distinguer chez plusieurs de ces sous-espèces des variétés héréditaires en se basant sur la forme de la tache des feuilles, la couleur des fleurs, la dimension des

fruits, l'existence de points rouges sur les tiges et la présence de poils dans les gaines.

8. Dans le *Polygonum mesomorphum* on peut distinguer des types qui sont intermédiaires entre le *Polygonum lonchophyllum* d'une part et les *Polygonum danubiale, syringifolium* et *lanceifolium* d'autre part.

9. Outre le *Polygonum mesomorphum* on rencontre, bien que rarement, d'autres types intermédiaires encore entre le *Polygonum nodosum* et le *Polygonum tomentosum*; c'est pourquoi il est plus conforme aux usages actuels en systématique de réunir sous le même nom binaire de *Polygonum lapathifolium* toutes les sous-espèces traitées.

10. La première chose à faire pour approfondir notre connaissance de la richesse de formes de *Polygonum lapathifolium*, c'est de réaliser un hybride entre un *Polygonum nodosum* typique et un *Polygonum tomentosum* typique et d'étudier cet hybride dans plusieurs générations successives.

Bibliographie.

Ascherson, P., und P. Graebner, Synopsis der Mitteleuropäischen Flora IV, pag. 812—820 et pag. 823 (1913).

Beyerinck, Dr. M. W., Over het dichroisme in het geslacht Polygonum. Nederlandsch Kruidk. Archief Serie II, deel 6 (1895).

Braun, Alexander, Über die zur Abtheilung Persicaria gehörigen Polygona, welche bei Karlsruhe vorkommen. Flora VII, 1, pag. 353 (1824).

Bruyn, A. J. de, Bijdrage tot de kennis der Noord-Nederlandsche Polygona. Ned. Kruidk. Archief, Serie I, deel 1, pag. 502 (1848).

— Verslag van het voortgezet onderzoek der Polygona. Nederlandsch Kruidkundig Archief, Serie I, deel 2, pag. 83 (1851).

Candolle, Alphonse de, Prodromus Systematis Universalis Regni vegetabilis, Pars XIV, pag. 118 et 119 (1856).

Gandoger, M., Flora Europae, tom. XIX, pag. 221, 223, 225 et 231 (1898).

— Flore Lyonnaise (1875).

Grenier, M., et M. Godron, Flore de France, tome III, pag. 47 (1856).

Kerner, A., Die Vegetations-Verhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens. Oesterreichische Botanische Zeitschrift, XXV. Jahrg. (1875), pag. 252.

Koch, D. Guil. Dan. Jos., Synopsis florae germanicae et helveticae. Editio secunda, pars secunda, pag. 711 (1844).

Linnaeus, Carolus, Species Plantarum, tom. I, Ed. I, (1753).

Persoon, Dr. C. M., Synopsis, Pars prima (1805).

Prodromus Florae Batavae. Ed. I, pag. 231 (1850).

Reichenbach, L., et H. G. Reichenbach fil., Icones Florae Germanicae et Helveticae vol. XXIV, pag. 74 et 185 (1909).

Rouy, G., Flore de France, tome XII, pag. 99 (1910).

Schrank, Franz von Paula, Baiersche Flora, Erster Band (1789).

Schuster, Julius, Versuch einer natürlichen Systematik des Polygonum lapathifolium L. Mitteilungen der Bayrischen Botanischen Gesellschaft zur Erforschung der heimischen Flora, II. Bd., Nr. 4, 1. Juli 1907.

Uechtritz, R. von, Die wichtigeren Ergebnisse der Erforschung der schlesischen Phanerogamenflora im Jahre 1877. Fünfundzwanzigster Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für Vaterländische Cultur (1877).

Wallroth, Schedulae Criticae, pag. 189 (1822).

Wever, A. de, Lijst van wildgroeiende planten in Zuid-Limburg, IV. Jaarboek 1914 van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg (pag. 12 et 13).

— Lijst van wildgroeiende planten in Zuid-Limburg, V. Jaarboek 1915 van het Natuurhistorisch Genootschap in Zuid-Limburg (pag. 90).

Légende des planches.

Pl. I. Feuilles de diverses sous-espèces et variétés de taches foliaires.

1. Polygonum danubiale luscum.
2. Polygonum danubiale lugubre.
3. Polygonum danubiale biocule.
4. Polygonum danubiale lentiginosum.
5. Polygonum syringifolium.
6. Polygonum lanceifolium lunulatum.
7. Polygonum lanceifolium lineolatum.
8. Polygonum eurybelonum.
9. Polygonum semilatum.
10. Polygonum stenobelonum.

Pl. II. Polygonum oligocladum, $\frac{1}{3}\times$.

Pl. III. Polygonum leptocladum.

1. Plante en fleurs et en fruits, $\frac{1}{3}\times$.
2. Grappe fleurissante, avec des fleurs verdissantes, grandeur naturelle.
3. Perigone fructifère, $10\times$.

Observations biologiques sur le *Polysiphonia fastigiata* Grev.

par

CAMILLE SAUVAGEAU.

Certaines Algues marines abritent une flore variée et abondante, tandis que d'autres sont indemnes ou donnent asile à un petit nombre d'espèces. Les anciens auteurs qualifiaient parasites toutes les Algues qui croissent sur d'autres Algues, et, par suite, leurs informations manquent de précision. Actuellement, on distingue les épiphytes, qui s'y appuient simplement, comme sur un support inerte, et les vrais parasites, ou endophytes, qui y pénètrent plus ou moins profondément. Le parasite pénètre dans le support pour s'y nourrir, ou seulement pour s'y protéger, ou pour l'une et l'autre raison. La discrimination de ces divers cas n'est d'ailleurs pas toujours facile à établir par l'observation; si les Algues parasites incolores vivent évidemment aux dépens de leur support, on ignore dans quelle mesure celles qui sont seulement intercellulaires, et dont les chromatophores sont normalement colorés, lui empruntent une partie de leur nourriture. Quoi qu'il en soit, la plupart des Algues endophytes sont adaptées à une seule espèce ou à un très petit nombre d'espèces hospitalières.

Si certaines espèces épiphytes, indifférentes au choix de leur support, croissent aussi bien sur les rochers que sur des Algues, d'autres ont exclusivement ce caractère, parce que le support (fronde spongieuse des *Codium*, surface veloutée des *Chorda* et *Cladostephus*, cryptes des Fucacées, stipe rugueux du *Laminaria*

Cloustonii . . . etc.) leur offre un abri particulièrement efficace. D'autres se posent exclusivement, ou de préférence, sur telle ou telle Algue compacte et lisse sans que l'on en saisisse la raison. Cela paraissait être le cas du *Polysiphonia fastigiata* uniformément cité comme épiphyte sur l'*Ascophyllum nodosum* où il croit en touffes denses et nombreuses En outre, quelques auteurs, surtout parmi les anciens, le citent sur les *Fucus*, généralement sans préciser dans quelles conditions biologiques; toutefois, Cotton[1] l'a vu sur le *F. platycarpus* et même sur le *F. vesiculosus* en certaines stations exposées de la côte irlandaise où manque l'*Ascophyllum*. Je l'ai récolté dans les mêmes conditions à l'île d'Ouessant[2] sur des *Fucus* très déchiquetés qui, par leur niveau élevé, appartenaient vraisemblablement à l'espèce *platycarpus;* plus bas, au pied de la falaise, l'*Ascophyllum* était abondant et envahi par le *Polysiphonia*. Or, le *P. fastigiata* n'est pas aussi rare qu'on le croit sur les *Fucus*. Ainsi, aux environs immédiats de la Station biologique de Roscoff, des *Ascophyllum*, pour la plupart abondamment garnis de *P. fastigiata*, couvrent plusieurs rochers; en fouillant les *F. platycarpus* et *F. vesiculosus* de leur voisinage immédiat, on finit toujours par en trouver qui portent le *Polysiphonia*, mais généralement moins grand que sur le support classique, et peut être exclusivement sur la partie basilaire dénudée.

A ma connaissance, Lyngbye seul le cite sur les rochers, et c'est peut-être par erreur. Une fois, cependant, j'ai cru l'y voir: d'une grosse touffe de *Polysiphonia* portée par une très courte fronde tronquée d'*Ascophyllum*, certaines branches s'étendaient sur le rocher et drageonnaient au point où elles s'étaient fixées; en réalité, elles s'inséraient sur un mince résidu d'un disque de *Fucus* en s'y comportant comme sur un support vivant.

[1] A.-D. Cotton, *Clare Island Survey*, part 15, *Marine Algæ*, Proceedings of the royal Irish Academy, t. 31, Dublin, 1912, p. 25 et p. 138.

[2] C. Sauvageau, *Sur le parasitisme d'une Algue rouge* (Polysiphonia fastigiata *Grev.*) Comptes rendus de l'Académie des sciences t. 169, Paris, 1919.

C'est une plante si vulgaire, en Europe comme en Amérique, on l'a si souvent cité pour sa ramification dichotomique[1], pour le nombre inusité de ses cellules péricentrales, pour la netteté de ses communications protoplasmiques, pour son parasite, le *Choreocolax Polysiphoniae*, que l'on ne pensait pas à vérifier le bien fondé de sa réputation d'épiphyte; sa localisation sur un hôte déterminé aurait cependant pu éveiller l'attention. En 1901, il est vrai, Gibson[2], dans un travail histologique, signalait incidemment la pénétration profonde de ses rhizoïdes; il continuait néanmoins a désigner la plante comme épiphyte, aussi son observation, bien que très juste, passa-t-elle inaperçue; tout récemment, Setchell la tirait de l'oubli en la citant dans une Note spécialement consacrée aux Floridées parasites[3], mais il ne parait pas avoir lui-même étudié la plante. Falkenberg ignorait sans doute le Mémoire de Gibson qu'il ne cite pas dans son grand ouvrage sur les Rhodomélacées[4]; cet habile observateur, qui mentionne la ramification basilaire du *P. fastigiata* et l'émission de rhizoïdes par les branches adventives rampantes (*loc. cit.*, p. 150), n'a pas remarqué que ces rhizoïdes pénètrent toujours dans le support. Le phénomène est cependant si général à Roscoff qu'il doit se présenter partout où vit ce *Polysiphonia*, et ce serait difficile de citer une Algue, aussi commune en toute saison, dont la pénétration endophyte soit plus nette et plus facile à constater; le *P. fastigiata* est, de beaucoup, la plus grande des Floridées parasites européennes. Ce mode de vie ne parait guère influencer son appareil végétatif; on remarquera néanmoins qu'à l'inverse des autres représentants

---

[1] J'ai constaté, à diverses reprises, une véritable dichotomie par division longitudinale médiane de la cellule terminale.

[2] Harvey Gibson, *Notes on the histology of* Polysiphonia fastigiata (*Roth*) *Grev.* Journal of Botany, t. 29, Londres, 1891.

[3] W.-A. Setchell, *Parasitism among the red Algæ*, Proceedings american philosophical Society, t. 62, Philadelphie, 1918.

[4] P. Falkenberg, *Die Rhodomelaceen*, Fauna und Flora des Golfs von Neapel, Monographie 26, Berlin, 1901.

du genre, dont la variabilité rend parfois difficile la détermination spécifique, il est remarquablement uniforme, et peut-être le doit-il à la constance de son parasitisme.

Je l'ai récolté en juillet, août et septembre, à Roscoff, où il abonde, et le Laboratoire m'a fait plusieurs envois aux différentes saisons. Il paraît atteindre sa plus grande longueur, soit 5—6 cm, vers la fin de l'été, les individus femelles étant les plus longs; en effet, les céramides sont d'origine subterminale, mais la courte branche située à leur base s'allonge latéralement, produit une autre céramide et ainsi de suite; les vieux rameaux portent une série d'épaulements superposés, parfois une dizaine, indicateurs des céramides épuisées et tombées. En même temps, la partie inférieure des filaments perd de sa résistance, le moindre effort les arrache; en outre, le *Choreocolax* devient plus fréquent. On trouve cependant encore des céramides à la fin d'octobre. Déjà à la fin d'août, les organes mâles deviennent très rares; la trace de l'insertion des anthéridies disparues se reconnait à de légers épaulements rapprochés sur de courts ramules, tandis que souvent, certaines branches de ces individus mâles s'étant allongées et ramifiées sans porter d'organes reproducteurs, on pourrait les confondre avec des individus ayant toujours été stériles. Je n'ai pas compris d'où viennent les éléments fécondateurs des procarpes d'arrière-saison. Dès la fin de l'été, les individus à tétrasporanges sont plus nombreux que les porteurs de céramides, et d'aspect plus jeune; la saison de la reproduction asexuée, qui a commencé plus tard, se continuera plus longtemps.

Le *P. fastigiata* est stérile durant tout l'hiver. Un copieux envoi, reçu à la fin de mars, ne m'a montré aucun indice d'organes reproducteurs. Dans un envoi cueilli le 25 mai suivant, la majeure partie des individus était encore stérile; aucun ne portait de tétrasporanges; les bouquets d'anthéridies n'étaient pas rares et beaucoup d'anthéridies avaient déjà disparu; j'ai trouvé aussi des procarpes, de jeunes céramides, mais aucune

céramide adulte. Au milieu de juillet, les anthéridies sont très communes et les céramides présentent tous les états du développement. La protandrie de cette espèce est donc probable, comme Farlow le supposait[1]. Farlow dit aussi qu'un même individu offre parfois les deux sexes; je ne l'ai pas constaté et, par suite de l'enchevêtrement fréquent des bases d'individus contigus, la monoecie serait souvent difficile à affirmer, à moins de l'observer sur un même filament.

D'ailleurs, même en juillet, alors que les trois sortes d'organes reproducteurs abondent, de nombreuses touffes sont stériles; c'est que tous les individus ne sont pas d'âge comparable comme ils le seraient s'ils provenaient tous de germinations; certains d'entre eux développeront des tétrasporanges, mais d'autres resteront stériles, car bien des touffes se répandent sur l'*Ascophyllum* par une sorte de marcottage naturel et cela en toute saison.

Lorsque les touffes du parasite sont peu nombreuses, elles s'insèrent de préférence à l'aisselle des rameaux de l'hôte, ou bien dans la rainure de l'articulation de ses branches, ou bien sur ses troncatures[2]. Si certaines frondes ou portions de fronde d'*Ascophyllum* sont littéralement couvertes par le *Polysiphonia*, c'est que les germinations y étaient très rapprochées ou que le bouturage a été particulièrement intense; le bouturage lui permet en effet de vivre aussi longtemps que la fronde dans laquelle il s'implante.

En juillet, en commence à rencontrer de toutes jeunes plantules; elles proviennent évidemment de spores récemment déhiscées; en outre, on rencontre, pendant tout l'été, de maigres

---

[1] W.-G. Farlow, *Marine Algæ of New England*, Washington, 1881, p. 175.

[2] L'*Ascophyllum* est l'une des espèces de goémon que les riverains coupent pour l'engrais des terres (C. Sauvageau, *Utilisation des Algues marines*, Paris, 1920). La surface de la troncature se creuse irrégulièrement par rétraction de la moelle, se cicatrise, sécrète une cuticule; elle ne prolifère pas, mais de nouvelles branches s'élèvent à la base de la fronde; la surface concave de la troncature semble offrir un abri particulièrement efficace au parasite.

touffes souvent tronquées, plus avancées que si elles provenaient d'un ensemencement de la saison en cours, et moins avancées que si elles étaient de l'année précédente; c'est probablement que certaines plantules se développent avec une grande lenteur. Normalement, le développement est continu.

Toutes les fois que j'ai mis dans l'eau des tétrasporanges ou des céramides mûrs, j'ai obtenu des déhiscences le jour même ou le lendemain; dans la nature, une multitude de spores se déverse donc quotidiemment sur l'*Ascophyllum* pendant tout l'été et une partie de l'automne. Cependant, les conditions favorables à leur fixation et à leur germination se présentent assez rarement, la majorité des frondes, même de celles qui sont chargées de *Polysiphonia*, ne montrent point de germinations ou seulement des plantules isolées, çà et là, dont le nombre n'est nullement en rapport avec celui des spores déversées. Toutefois, en fouillant ainsi plusieurs touffes d'*Ascophyllum*, on finit par en trouver une située en apparence dans des conditions identiques aux autres, dont une ou plusieurs frondes, avec leurs rameaux grands et petits, jeunes et vieux, sont garnies de centaines ou de milliers de plantules à peu près de même âge, souvent même aussi abondantes sur l'une et l'autre face ou même sur les bords de la fronde hospitalière. En août, ces plantules sont pour la plupart jeunes et simples; en octobre, elles sont pour la plupart ramifiées et portent des branches adventives. Lorsque j'ai mis, dans un aquarium, des touffes de *Polysiphonia* fructifié sur des frondes d'*Ascophyllum* indemnes, j'ai facilement obtenu un très grand nombre de germinations, mais, à cause de leur mortalité considérable, je n'obtenais jamais de plantules aussi rapprochées ni aussi nombreuses. Quoi qu'il en soit, en explorant avec quelque patience des touffes d'*Ascophyllum* dans la nature, on rencontre donc des frondes qui présentent tous les stades de développement du parasite.

Les tétraspores sortent ensemble du tétrasporange, entourées d'une couche pectique commune très molle, puis elles s'isolent,

s'arrondissent et ont 70—80 μ environ. Les carpospores, d'abord piriformes comme elles l'étaient dans la céramide, restent une dizaine de minutes près de l'ostiole et, pendant ce temps, s'arrondissent, mesurent alors environ 90 μ, puis tombent lentement. La germination est la même pour les deux sortes de spores.

L'embryospore[1], entourée d'une couche muqueuse que décèlent les impuretés adhérentes, s'allonge, se dresse sur le support. Sa longueur est alors environ le triple du diamètre; à la base, qui s'atténue légèrement, le contenu devient plus clair, moins chargé de chromatophores et parfois la paroi s'épaissit au point de contact avec le support.

Une première cloison transversale, parallèle au support, divise l'embryospore vers son tiers inférieur; une nouvelle cloison, née au-dessous, qui apparaît aussitôt après la première, ou seulement après que la grande cellule supérieure s'est elle-même divisée (fig. 1 et 2), délimitera le suçoir homologue du premier rhizoïde des Rhodomélacées à vie indépendante[2]. La cellule inférieure s'allonge en se retrécissant, prend déjà la forme de suçoir sans pénètrer tout de suite dans le support, comme si celui-ci présentait une résistance. Le cloisonnement transversal se continue dans la cellule supérieure en même temps que le rhizoïde pénètre dans l'*Ascophyllum* et, à partir de ce moment, la gelée protectrice disparait. Ensuite, la partie dressée s'accroît inces-

[1] J'ai appelé *embryospore*, chez les Laminaires, la zoospore arrêtée et entourée d'une membrane; c'est le stade qui précède la germination; ce nom est applicable à toutes les spores qui sécrètent une membrane après leur déhiscence.

[2] Fr. Tobler, *Weitere Beiträge zur Kenntnis der Florideenkeimlinge*, Beihefte Botan. Centralblatt, t. 21, Dresde, 1907.

W. Nienburg, *Zur Kenntnis der Florideenkeimlinge*, Hedwigia, t. 51, Dresde, 1912.

K. Killian, *Über die Entwicklung einiger Florideen*, Zeitschrift für Botanik t. 6, Iéna, 1914.

H. Kylin, *Über die Keimung der Florideensporen*, Arkiv för Botanik, t. 14, Stockholm, 1917.

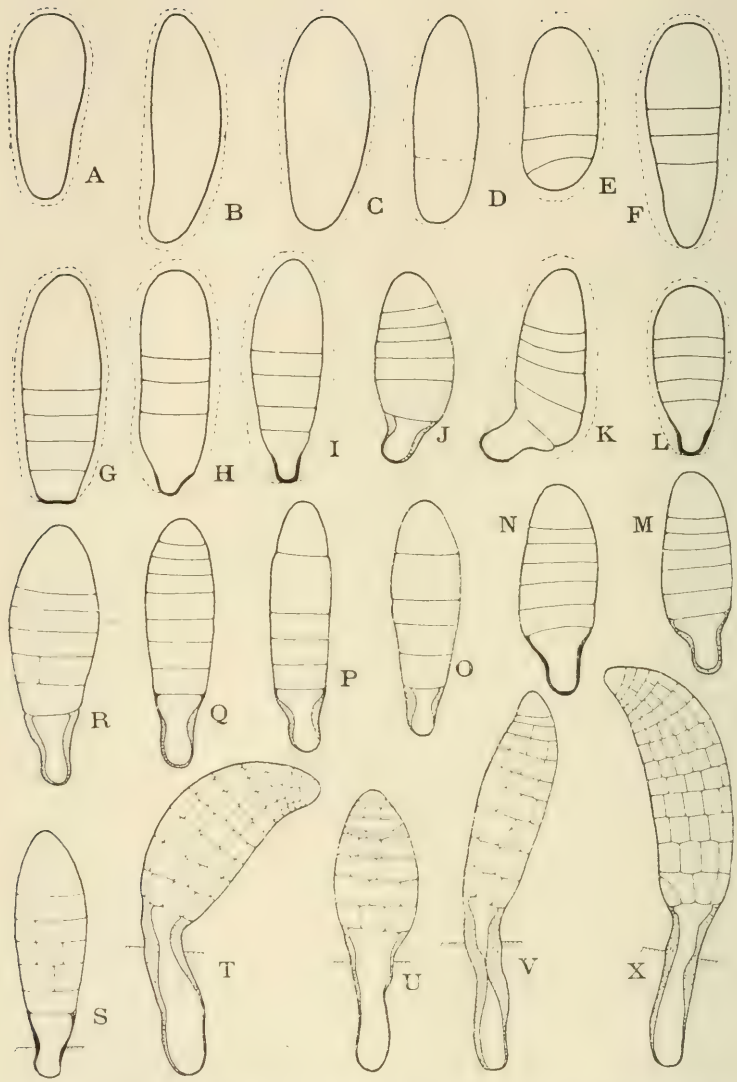


Fig. 1. — *Pol. fastigiata.* Germinations et Plantules obtenues en juillet-août sur l'*Ascophyllum* dans un grand aquarium. *A* à *S*, âgées de moins de 7 jours; *T* à *X*, âgées de moins de 15 jours. — Gross. 150.

samment, et dans la majeure partie des cas s'incurve, tandis que la partie profonde s'allonge lentement. Celle-ci, enfoncée comme une cheville obtuse entre les cellules de l'*Ascophyllum*,

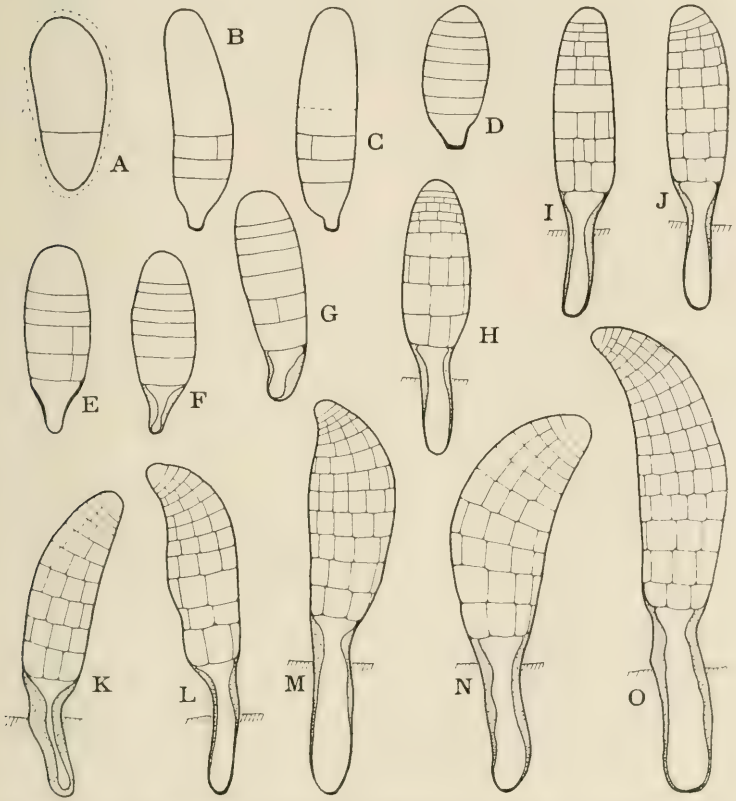


Fig. 2. — *Pol. fastigiata.* Plantules prises dans la nature, en juillet-août, sur l'*Ascophyllum.* — Gross. 150.

est droite ou un peu tortueuse, simple, indivise, presque de même largeur que la base de la plantule, cylindrique à extrémité arrondie. Nettement fixateur, ce rhizoïde joue évidemment aussi le rôle de suçoir; sa paroi, mince à l'extrémité profonde,

est plus ou moins épaisse et stratifiée vers le haut où elle rétrécit souvent le protoplasme qui, au contraire, s'étale en haut contre la paroi commune avec la base de la partie dressée; le protoplasme y est seulement de teinte rosée par ses chromatophores[1]. Jamais le suçoir ne s'enfonce totalement dans le support (fig. 1, *S* à *X*, fig. 2, *H* à *O*). Une traction mesurée permet de l'arracher intact et nu; plus tard, il se laissera encore arracher, mais sa surface sera souvent moins unie si même elle n'entraîne pas quelques éléments d'alentour. Les suçoirs écartent les files radiales de cellules corticales, s'avancent jusque dans la moelle; ils sont dépourvus de ponctuations et leur paroi rougit par la vanilline chlorhydrique. Ils ne déforment pas la plante hospitalière; cependant certaines cellules voisines sont mortifiées, leur contenu est brun et mort; en outre, les globules de fucosane sont peut-être plus abondants à leur voisinage que dans les autres cellules.

Les plantules de la figure 2 ont été récoltées dans la nature; on ne peut donc apprécier leur âge; celles de la figure 1 ont été obtenues en juillet et août dans un grand aquarium où j'avais déposé des touffes de *Polysiphonia* sur des frondes d'*Ascophyllum* indemnes, maintenues au fond de l'eau; les déhiscences continuent à se produire pendant quelques jours, et les plantules *A* à *S* ont nécessairement moins de 7 jours; les plantules *T* à *X* ont nécessairement moins de 15 jours. Celles-ci étaient presque contiguës sur le support, et je les ai choisies pour montrer que les différences présentées par les plantules dans leur forme, largeur et courbure sont individuelles.

[1] Les plantules observées dans la nature, comme les individus adultes, sont d'un pourpre brunâtre foncé, ou bien jaune d'or. Toutes les plantules de certaines frondes d'*Ascophyllum* sont jaunes sur la face exposée à la lumière, et de la teinte normale sur l'autre face. Ceci n'est cependant pas général; on conçoit d'ailleurs que, parmi les frondes parasitées, certaines reprennent approximativement la même position quand la mer se retire et que d'autres varient d'orientation à chaque marée. Des plantules jaunes, que j'ai conservées pendant plusieurs jours à la lumière diffuse, n'ont pas modifié leur teinte. L'*Ascophyllum* est lui-même jaunâtre ou olivacé.

L'asséchement quotidien de l'*Ascophyllum* par la marée expose le *Polysiphonia* à la dessiccation. Les individus couverts par d'autres ou par les frondes du support gardent de l'humidité et conservent leur turgescence, mais, pendant les journées ensoleillées, ceux de la surface se déssèchent au point de devenir cassants; néanmoins, ils reprennent rapidement dans l'eau leur turgescence et leur vitalité. Or, les plantules supportent bien aussi cette dessiccation naturelle; la gelée qui entoure les très jeunes plantules, et ultérieurement la présence du suçoir dans le thalle hospitalier, facilitent peut-être cette adaptation.

En culture cellulaire, les carpospores et tétraspores germent immédiatement; le cloisonnement est le même que dans la nature, comme le montrent les plantules *A*, *B*, *C* *(fig. 3)*, âgées de 6 jours et fournies par des carpospores. Toutefois, une différence se manifeste dès le début, c'est le grand allongement du suçoir en un rhizoïde rampant très pâle dont la paroi est légèrement plus épaisse que celle de la plantule proprement dite, hormis à l'extrémité, où elle est très mince[1]. Le rhizoïde est donc beaucoup plus long que celui des espèces à vie indépendante; Killian (*loc. cit.*, p. 230) a constaté le même fait avec le *Ricardia Montagnei* parasite du *Laurencia obtusa*.

Des spores ensemencées sur une lame de verre, dans une petite cuve, se comportent comme en culture cellulaire, et les plantules correspondent à *A*, *B*, *C* (fig. 3), puis leur base s'élargit notablement comme le montrent *J*, *K*, qui représentent la forme fréquemment obtenue après 20 jours de culture, tandis que je n'ai pas vu cette déformation dans la nature. Sur certaines, la portion terminale du rhizoïde, sinon sa plus longue portion, était morte et isolée par une cloison. Parfois, le rhizoïde ainsi réduit s'allonge de nouveau, soit dans la cavité de l'ancien, soit latéralement après avoir percé sa dépouille.

[1] Tandis que les suçoirs ont un noyau unique, les rhizoïdes paraissent en avoir plusieurs; toutefois, j'ai pensé trop tard à les fixer et à les colorer, alors que les plantules n'étaient plus en état favorable; cela serait donc à vérifier.

Dans les cultures cellulaires, ou sur les lames de verre, la mortalité est assez considérable; en outre, bon nombre de spores germent anormalement, émettent parfois deux ou même trois rhizoïdes avant de se cloisonner, ou bien le cloisonnement est

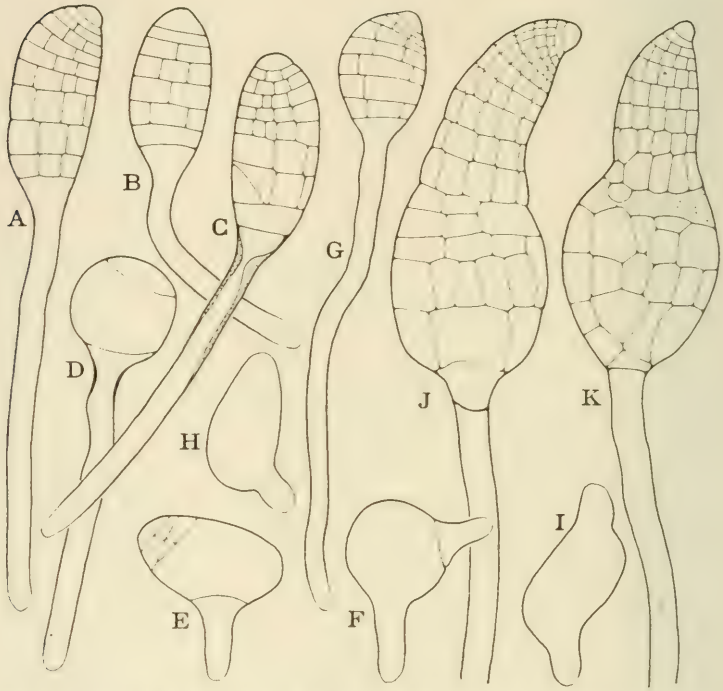


Fig. 3. — *Pol. fastigiata. A* à *I*, Plantules et malformations obtenues en cultures cellulaires, en juillet, après 6 jours; *J, K*, Plantules âgées de 20 jours obtenues sur une lame de verre dans une petite cuve. — Gross. 150.

irrégulier; les malformations *D, E, F* proviennent de carpospores, *G, H, I* de tétraspores.

La direction d'un rhizoïde n'est nullement influencée par celle de la lumière; quatre tétraspores presque contiguës, et provenant d'un même tétrasporange, étendent parfois leur rhi-

zoïde dans quatre directions différentes. La plupart des auteurs qui, depuis Rosenvinge, ont fait germer des spores de Floridées ont déjà mentionné ce manque de phototropisme, mais sa constatation est particulièrement intéressante chez une plante parasite. J'ai alors cherché si le support n'influencerait pas la direction et la pénétration du suçoir.

J'ai détaché de jeunes pousses d'*Ascophyllum* intactes, longues d'environ 1 cm, choisies parmi les plus plates; sur une lame de verre placée dans une boite de Petri, j'en disposais deux séparées par 1 cm environ; une étroite baguette plate de verre les maintenait en place, et sur chacune je disposais des branches à tétrasporanges mûrs. La même expérience était faite avec de très jeunes repousses entières de *F. vesiculosus*[1]. J'ai préparé ainsi une série de boites de Petri, et les résultats ont été concordants. Des spores tombent soit sur la Fucacée en expérience, soit en dehors. Les cas de mortalité étant mis à part, les spores tombées sur l'*Ascophyllum* germent comme dans la nature; les spores tombées sur le *Fucus* émettent un rhizoïde dont l'extrémité se recourbe pour y pénétrer[2]; celles qui tombent en dehors, à plus d'un millimètre environ de la Fucacée, émettent leur rhizoïde dans une direction quelconque; toutes celles qui en sont plus rapprochées dirigent vers elle leur rhizoïde, et cela sans exception, car si le rhizoïde des toutes premières spores déhiscées au voisinage de la Fucacée manque d'abord d'orientation, il se courbe ensuite vers elle. L'expérience est concluante et le mucus émis par les Fucacées joue évidemment un rôle chimiotropique dans l'orientation du rhizoïde. Un rhizoïde qui atteint un brin du *Polysiphonia* en expérience rampe à sa surface comme sur un support inerte quelconque, sans jamais y pénétrer.

---

[1] Le dégagement des bulles gazeuses par le *Fucus* et par l'*Ascophyllum* les soulèverait plus ou moins, les déplacerait, si elles n'étaient pas maintenues.

[2] Aucune des germinations ne s'est développée au voisinage immédiat d'une crypte pilifère du *Fucus* et j'ignore comment elles y pénétreraient. L'*Ascophyllum* manque de cryptes.

Souvent courbée en crosse, la «tige» de la plantule conserve cette forme en s'allongeant ou bien se redresse (fig. 5). Chacune des cellules péricentrales de l'article inférieur produit, dans l'épaisseur de la membrane du suçoir, une courte file de cellules corticantes qui en recouvre ainsi la partie exserte, sans s'avancer dans la partie endophyte. La figure 4 montre les débuts de ce revêtement protecteur intramembraneux; chacune des quatre cellules visibles de face a produit une cellule descendante, l'une d'elles en a produit deux; ces cellules filles s'allongeront, se diviseront jusqu'à recouvrir entièrement la partie exserte du suçoir. Il est souvent masqué par un *Dermocarpa* et par une petite Algue verte qui parait être le *Palmella conferta*.

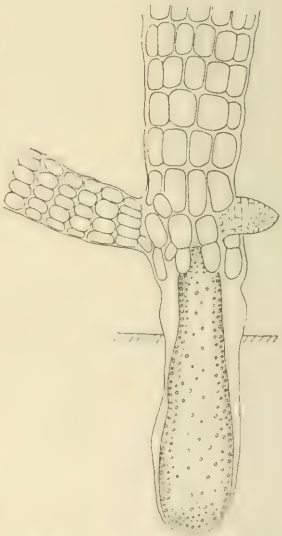


Fig. 4. — *Pol. fastigiata.* Base d'une plantule montrant le début du revêtement intramembraneux de la partie exserte du suçoir. — Gross. 150.

De bonne heure, et souvent avant que la tige ou filament primaire se bifurque, la cellule centrale du verticille inférieur émet une branche adventive, (fig. 5, *A*, *B*) sinon deux opposées, (fig. 5, *C*, *D*, *G*, *I*) d'abord presque horizontales et qui souvent se bifurquent avant la tige. Lorsque la végétation des plantules est active, en octobre, elles ne tardent pas à émettre d'autres branches adventives, probablement encore aux dépens de la cellule centrale (fig. 5, *E*, *F*, *J*, *K*, *O*, *P*) et bientôt le jeune *Polysiphonia* comprend un bouquet de tiges ou filaments semblables dont l'âge respectif est parfois difficile à démêler.

Tandis que la base des branches adventives grossit, chacune émet, comme la tige, des cellules intramembraneuses de cortication, et la jeune touffe repose de plus en plus largement sur

l'*Ascophyllum*. Lorsque les germinations sont groupées sur le support, ce qui est fréquent, les jeunes individus s'enchevêtrent, se soudent plus ou moins entre eux, et une touffe est alors due

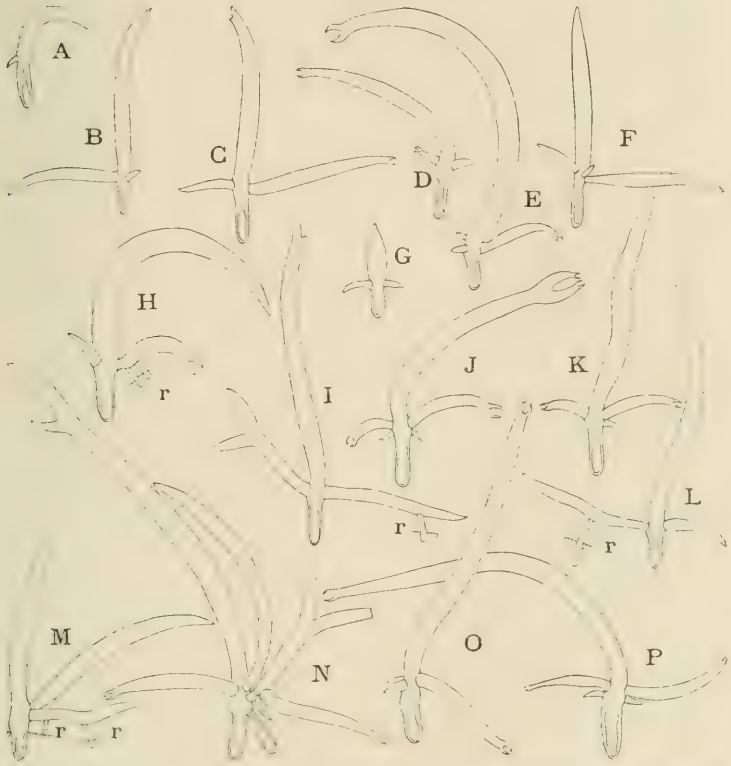


Fig. 5. — *Pol. fastigiata*. Jeunes individus pris sur l'*Ascophyllum* en août et en octobre. — Gross. 20.

à la réunion de plusieurs individus originellement indépendants.

Le jeune individu reste un certain temps fixé par son unique suçoir; parfois cependant, il en forme un second (fig. 5, *N*). Bientôt, certaines branches adventives émettent, tout près de

leur insertion, un ou deux suçoirs identiques au premier, pourvus comme lui d'une cortication intramembraneuse, et qui, en s'enfonçant dans l'*Ascophyllum*, consolident le tout. Ensuite, et encore tout près de leur insertion, ces mêmes branches produisent des branches adventives de second ordre (fig. 5, *N*), puis de troisième et quatrième ordre. La touffe, fixée par un faisceau de suçoirs rapprochés, peut ainsi devenir volumineuse. Tous ces suçoirs vivent aussi longtemps que le *Polysiphonia*. Cependant, la base de la plante est souvent très enchevêtrée, des branches sont parfois détruites (morsures de Mollusques . . . etc.), et l'on pourrait douter que ces suçoirs, évidemment fixateurs, aient une action nourricière.

Celle-ci est prouvée par une autre sorte de suçoirs, sans lesquels la touffe reste simple. Des branches adventives, que leur situation ou leur direction rapproche le plus du support, émettent, aux dépens de cellules péricentrales, des rhizoïdes à un niveau quelconque de leur longueur. Généralement, on les voit sur des branches d'un certain âge; les plantules *H*, *I*, *L*, *M*, de la figure 5, en montrent cependant sur de toutes jeunes branches. Ils apparaissent parfois près de petits amas vaseux arrêtés par un stolon de Polype hydraire ou par toute autre cause, mais on ne pourrait pas toujours invoquer une action de contact pour les expliquer, car leur longueur varie avec la distance du support et certains d'entre eux dépassent 0 mm 5; ils naissent souvent plusieurs contigus, parfois une dizaine, et un filament peut en émettre plusieurs groupes. L'extrémité d'aucun d'eux ne s'étale comme cela s'observe chez les Rhodomélacées rampantes; d'abord grêles, ils s'élargissent en pénétrant dans le support, s'y enfoncent et s'y comportent comme les suçoirs primaires.

Leur effet ne tarde généralement pas à se faire sentir sur le filament qui les produit, car, tout auprès d'eux, apparaît une nouvelle touffe de branches adventives capable de vivre indépendamment de la touffe mère si un accident l'en sépare; jamais je n'ai vu une branche adventive en produire d'autres hors du voisinage

immédiat des suçoirs. Une branche adventive peut ainsi émettre plusieurs touffes sur son parcours; celles-ci peuvent en émettre d'autres qui se comportent de même, et le *Polysiphonia* s'étend à la manière d'un Fraisier. La figure 6 représente le schéma de la ramification et de la multiplication de la plante; il serait plus exact si la touffe médiane comprenait un plus grand nombre de pousses adventives.

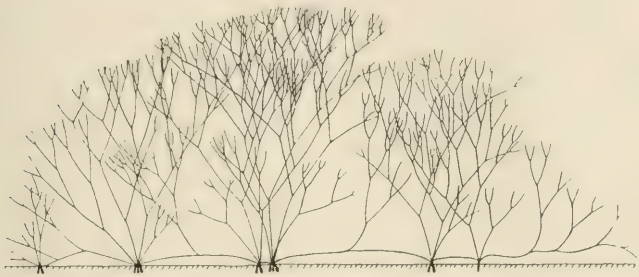


Fig. 6. — *Pol. fastigiata*. Schéma de la ramification d'un individu émettant des rhizoïdes.

Si ce marcottage naturel est un phénomène fréquent, il n'est pas indispensable; nombre de touffes, même volumineuses, n'ont d'autres suçoirs que ceux de la tige primitive et de la base de ses branches adventives, tandis que d'autres touffes s'enracinent de toutes part; les premières se comportent comme des plantes monocarpiques vivant une année, tandis que les autres vivent aussi longtemps que la fronde qui les supporte[1].

En résumé:

Le *P. fastigiata* n'est pas épiphyte, il est parasite; ses rhizoïdes prennent le caractère de suçoirs endophytes.

Pourvu de chromatophores, comme les espèces à vie indépendante, il tire néanmoins du support une partie de sa nourri-

[1] L'*Ascophyllum* est vivace par sa base capable de proliférer (C. Sauvageau, *Utilisation* . . etc., fig. 6 et 7); on ne connait pas la durée de ses frondes.

ture; la naissance des branches adventives, exclusivement au voisinage immédiat des suçoirs, le prouve.

Sa présence exclusive sur l'*Ascophyllum* et les *Fucus* s'explique par une adaptation à la vie parasitaire. S'il est moins fréquent sur les *Fucus* que sur l'*Ascophyllum* bien que ses suçoirs puissent perforer leur cuticule, et s'il y atteint une moindre taille, c'est sans doute parce qu'il y trouve une nourriture moins favorable.

Le suçoir se dirige sur l'hôte non par phototropisme négatif, mais par chimiotropisme.

Malgré son parasitisme constant dans la nature, ses spores germent facilement dans les cultures, sur des lames de verre, et fournissent des plantules.

Dialyse du pistil de Rhododendron sp.

par

J. C. COSTERUS.

Fig. 1—7, Tab. IV.

Monsieur J. J. Duyvené de Wit à Velp (G.) eut il y a quelques mois l'amabilité de m'envoyer au conseil de M. le docteur J. P. Lotsy quelques fleurs monstrueuses d'un Rhododendron dont le nom spécifique semble être inconnu mais dont la patrie se trouve dans les régions de l'Himalaya.

Les corolles de ces fleurs se présentaient assez normales, une d'entre elles étant fendue de haut en bas jusqu'à 1 c. M. au dessus de la base, la plupart inclinaient vers hexamérie en produisant 11 à 12 étamines et 6 carpelles.

La chose la plus remarquable consistait cependant dans les efforts des carpelles à se dissocier, à abandonner le lien réciproque et ainsi à parvenir à une existence indépendante. La manière dont se manifestaient ces efforts vaut, me semble-t-il, la peine d'une courte communication à laquelle j'ajouterai un petit nombre de figures.

Fig. 1. représente le pistil en condition normale et à grandeur naturelle. L'ovaire est profondément cannelé et les cannelures se prolongent assez distinctement sur toute la longueur des styles et même sur le stigma.

Examinons maintenant les pistils anormaux:

Des cinq styles trois se sont tout-à-fait rendus indépendants dans la figure 2, les deux autres, quoique cohérents, se séparent

en haut. Les cavités ovariennes aussi indiquent des traces de dialyse.

Dans la figure 3 un des styles reste complètement isolé, les quatre autres sont réunis et constituent un tuyau fendu longitudinalement et aplati; sa courbure prouve que ses éléments ne sont pas en parfaite harmonie.

Ce défaut de croissance égale se montre encore plus fortement dans la figure 4 où deux styles sont partiellement libres et trois soudés en forme de ruban, qui se plie et se courbe en divers sens.

Une pareille chose se présente dans la figure 5, mais avec cette seule différence que deux styles se sont détachés des trois autres et qu'en outre leurs cavités ovariennes montrent une plus grande indépendance (a et b).

L'impression que fait la figure 6a est assez singulière. Voici les cavités ovariennes séparées[1] et le style divisé de telle façon que s'établissent trois paires dont la gauche et la droite ont la forme d'un ruban tandisque la troizième, placée entre ces deux, se compose d'un ruban et d'un style filiforme. Or, si l'on enlève ces six styles avec les cavités ovariennes (b), on s'aperçoit que le thalame se prolonge dans un cone aigu et produit en dessus un assez grand nombre de feuilles carpellaires. En inspectant ces organes additionnels on voit qu'ils sont très étroits mais qu'ils se terminent pourtant dans un stigma bien accentué. Voici donc un deuzième verticille de carpelles indubitables, quoique complètement stériles.

Le cas le plus extraordinaire se montre dans la figure 7. On y reconnait facilement six styles comme dans la plupart des cas déjà mentionnés, c. à. d. un qui est tordu en spirale, un qui est court et filiforme, et deux qui se bifurquent. Si l'on examine la surface de la cavité ovarienne gauche de plus près, on y découvre deux styles très petits, chacun couronné d'un stigme. Un deuxième exemplaire aussi, pas dessiné, montrait le même phé-

[1] Cfr. Rhododendron balsaminiflorum hort., dont selon Henslow l'ovaire est souvent fendu par une touffe de feuilles pétaloides. Penzig II, pp. 116 et 117.

nomène singulier. Comment l'expliquer? D'abord j'étais incliné à admettre un cas de fission toute spéciale, plus tard j'ai trouvé qu'il s'agit d'adhésion de très petits carpelles à la face externe des carpelles légitimes. C'est une mince saillie à la base de ces petits pistils qui m'a suggéré cette idée ainsi que la considération que des pistils additionnels peuvent se développer aussi bien à l'extérieur du verticille légitime qu'au dedans.

Les observations susmentionnées donnent lieu à la question suivante: est ce qu'il s'agit ici des conséquences d'une presse interne à disjonction en rapport à affinité et hérédité ou d'une confusion du cours de développement normal? Une réponse décisive n'est pas possible puisque personne n'a suivi ce fait inattendu. Il est pourtant évident que telle ou telle cause externe a empêché la cohésion normale des carpelles et par suite a dans un des cas induit le thalame à s'allonger et à produire un second verticille de carpelles. Le fait que le pistil composé du lis est quelquefois remplacé par trois pistils simples ainsi que le montrent les cas nombreux d'apocarpie signalés dans la litérature tératologique, exige la même supposition. Dans le même cadre il faut inclure la dialyse des étamines, des pétales et des sépales qui en circonstances normales sont soudés. Les anomalies dites «atrophie» et «hypertrophie» expriment par le mot même leur caractère et la cause qui les a mises probablement au jour.

Il n'existe pas une autre famille dans le règne végétal qui soit aussi exposée à des anomalies que celle des Orchidées. Mr. le docteur J. J. Smith et moi-même nous en avons décrit un grand nombre dans les Annales du jardin botanique de Buitenzorg. Les principales de ces anomalies sont: 1° remplacement du labelle par un pétale ordinaire et du pétale par un labelle, 2° développement d'étamines rudimentaires, 3° adhésion du périanthe au gynostème, 4° pseudo-dimérie sous différentes formes, 5° suppression d'un ou plus des sépales et pétales, 6° égarement de matière (Stoffverirrung Penzig), 7° synanthie,

8° suppression de l'inflorescence ou son remplacement par des tiges foliaires sous l'influence de changement de climat[1], 9° formes anomales de sépales et de pétales, 10° appendices du labelle, etc.

Que des interruptions dans la résupination de la fleur ont affaire à quelques phénomènes anomaux du périanthe me semble très vraisemblable, M. Baas Becking[2] aussi juge que les pélories de Platanthera bifolia Rchb. qu'il a étudiées lui-même sont en connexion avec l'influence signalé. La résupination troublée elle-même doit être attribuée selon M. Baas Becking à telle ou telle maladie, puisque tous ses cas mentionnées de pélorisation sont d'une apparence délicate.

Que des influences externes dominent la majorité des cas tératologiques me semble indubitable. Seulement des expériences exactes pourront donner certitude à ce sujet et c'est pourquoi le tératologue devra travailler dans cette direction. En effet il sera nécessaire d'examiner avant tout la plante qui produit la monstruosité; il faudra observer 1° les circonstances sous lesquelles elle croît, 2° sa force vitale et la présence de phénomènes pathologiques. De petites causes peuvent avoir de grandes conséquences. Il me semble p. e. tres acceptable que la fission anomale du labelle de quelques Zingibéraceae dans deux étamines fertiles et un staminode pétaloïde — phénomène qui ne se présente qu'en des fleurs métaschematiques — est la suite de la subversion du plan symétrique et c'est pourquoi j'insiste à ce qu'on fasse des expériences aux tropiques à cet égard.

Que la plupart des observations dans le domaine tératologique compilées et arrangées pour la seconde fois[3] avec une assiduité admirable par M. Penzig, soient la conséquence de forces externes, commence à devenir de plus en plus probable.

---

[1] Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, 2. Série, Vol. IV, p. 77.

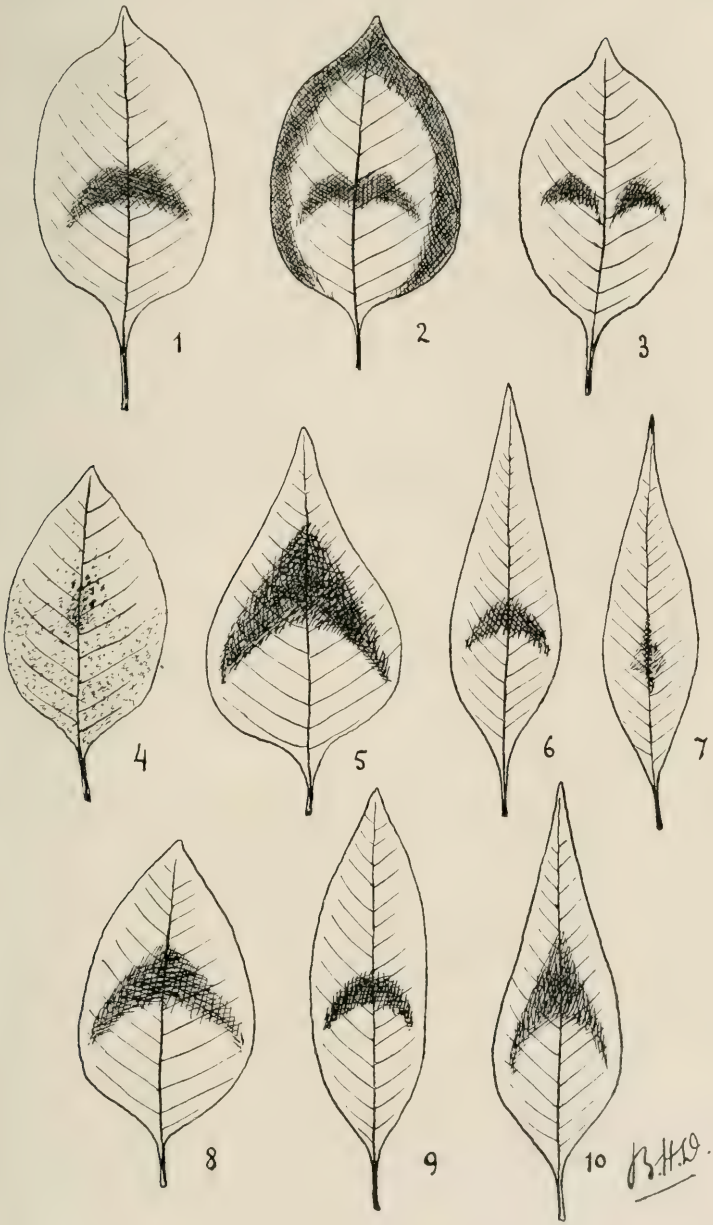
[2] Voir: L. G. M. Baas Becking dans «Nederl. Kruidkundig Archief» 1919, p. 57.

[3] à paraitre sous peu.

Il existe cependant un groupe de déviations où l'expérience sera en défaut, c-à-d. où on doit admettre des causes internes, p. e. la fasciation. Or la fasciation appartient à ces phénomènes qui sont répandus sur tout le règne végétal et qui comme l'apparition d'urnes, de biastrepsis, de fission de l'apex de la feuille, de déviation du nombre typique dans la fleur (dimérie etc.) sont affaires d'hérédité et d'atavisme. Des circonstances externes peuvent accélérer ces phénomènes ou peut-être les retarder, mais il ne peuvent évidemment les causer.

Il en est de même pour les mutations de Hugo de Vries.

Janvier 1921. Hilversum (Hollande).


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

B.H.D.

1
2
3
B.H.W.

1
2
3
a
b
5
a
6
4
7
b

SOMMAIRE.

B. H. Danser. Contribution à la Systématique du Polygonum lapathifolium. Avec Tab. I—III 125

Camille Sauvageau. Observations biologiques sur le Polysiphonia fastigiata Grev. Avec 6 Fig. dans le Texte 213

J. C. Costerus. Dialyse du pistil de Rhododendron sp. Fig. 1—7, Tab. IV. 231

Druck von G. Kreysing in Leipzig.

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

publié par

la Société botanique néerlandaise et les
Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam
de Groningue et d'Utrecht et de l'Université
technique de Delft

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt,
Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XVIII. Livraison 3.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

A. Oosthoek * Utrecht * 1921

A. OOSTHOEK / Editeur / UTRECHT

HUGO DE VRIES
OPERA E PERIODICIS GOLLATA

Sous ce titre un
RECUEIL DES MONOGRAPHIES SCIENTIFIQUES
du grand botaniste vient de paraître.

De Vries a fait tant de recherches sur toutes sortes de terrains que beaucoup de biologistes trouveront sans aucun doute dans cet ouvrage un grand nombre d'études qui les intéresseront.

Il va sans dire toutefois que deux catégories de recherches, où *de Vries* a fait œuvre de pionnier, occupent le premier plan: celles sur le turgor et la plasmolyse, qui ont puissamment contribué au développement de la chimie physique, pour autant que celle-ci s'occupe de la théorie des solutions, et celles qui se rapportent au problème de l'hérédité.

De Vries a été incontestablement un des premiers qui aient tâché de continuer l'oeuvre de Darwin, non pas en dressant des généalogies hypothétiques ou en se jetant dans des spéculations philosophiques, mais en faisant des recherches exactement expérimentales au moyen desquelles il comptait pouvoir approfondir les lois de l'hérédité et de la variabilité.

C'est en cela que consiste en tout premier lieu le haute valeur de tout ce que *de Vries* a produit dans les derniers temps.

Les biologistes et les médecins accueilleront sans doute avec joie la publication d'un recueil de ces études, pour la plupart écrites en langue française, anglaise et allemande et qui, parues en majeure partie dans un grand nombre de revues scientifiques, sont des à présent presque introuvables et souvent inaccessibles.

L'ouvrage est complet en 6 volumes, chacun de ± 580 pages, orné de 19 gravures en couleurs et d'un grand nombre de gravures en noir.

Le prix est pour l'ouvrage complet, relié en toile 50 florins.
Les volumes ne se vendent pas séparément.

L'éditeur

UTRECHT. A. OOSTHOEK.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa

von

CLARA ZOLLIKOFER.

1. Einleitung.

Die Beeinflussung der Wachstumsgeschwindigkeit durch Schwerkraft- oder Zentrifugalkraftreize wurde bisher vorwiegend durch Beobachtung in größeren Zeiträumen, meist durch Messung des täglichen Zuwachses, untersucht. So hatte Sachs (1873) an Keimwurzeln eine Verringerung des Mittelwachstums infolge geotropischer Reizung festgestellt, Noll (1888) dagegen an sich aufkrümmenden Hippurissprossen eine beträchtliche Beschleunigung beobachtet. Eine Nachuntersuchung durch Luxburg (1905) ergab eine deutliche Wachstumsbeschleunigung einzig für Gelenksprosse. Den wachstumshemmenden Einfluß der Inversstellung hatten Vöchting (1880), Richter (1894), Hering (1904) u. a. festgestellt. Durch Riss (1914) wurde dann die hemmende Wirkung der Längskomponente der Schwerkraft bei normaler Angriffsrichtung bekannt, während Elfving (1880) und Schwarz (1881) bei Einwirkung verschieden starker Zentrifugalkräfte in der Längsrichtung keine Änderung der Wachstumsschnelligkeit hatten feststellen können, ebensowenig bei Rotation von Wurzeln und Sprossen auf dem Klinostaten. Da Giesenhagen (1901) nach geotropischer Reizung von Charawurzeln bei mikroskopischer Beobachtung gefunden hatte, daß „der Zuwachs bei der Lagenänderung zurückgeht und erst allmählich, nach 3 bis 4 Stunden, seine ursprüngliche

Größe erreicht", forschte Luxburg als erster nach dem Auftreten von kleineren Schwankungen in der Wachstumsgeschwindigkeit während geotropischer Reizung. Er nahm zu diesem Zweck Zuwachsmessungen in kurzen Intervallen (5 und 10 Minuten) bei stärkerer Vergrößerung vor, vermochte aber keine „beträchtlichere transitorische Störung" im Wachstum nachzuweisen, da der Zuwachs seiner Versuchspflanzen im allgemeinen viel zu wenig konstant war. Auch sind sämtliche Beobachtungen unmittelbar oder kurz nach Beendigung der geotropischen Reizung abgebrochen, die in den meisten Fällen 10 bis 20 Minuten dauerte, sind also an sich zu kurz, um eine sich erst allmählich entwickelnde Änderung in der Wachstumsgeschwindigkeit aufzudecken.

Alle diese Untersuchungen gingen aus von der Annahme, daß das Wachstum sekundär beeinflußt werde von dem durch den Lagereiz erregten Protoplasma. Ein ganz anderer Gesichtspunkt hat sich aufgetan durch die Zusammenhänge, die Blaauw (1914, 1915, 1918) zwischen Lichtreiz und Wachstumsverlauf aufdeckte. Unabhängig von einander hatten Blaauw und Vogt (1915) bei fortlaufender mikroskopischer Messung der Zuwachsgrößen eine fast unmittelbar einsetzende gesetzmäßige Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit unter dem Einfluß allseitig bzw. senkrecht von oben einwirkenden Lichtes festgestellt. Auf das Auftreten einer derartigen Wachstumsreaktion gründete Blaauw seine Theorie des Phototropismus, mit der er sich in scharfen Gegensatz zu der herrschenden Auffassung über das Wesen der Tropismen stellte. Nach bisheriger Anschauung ist es die Ungleichseitigkeit des Reizanlasses, die vom sensiblen Protoplasma perzipiert wird, und als Folgeerscheinung das ungleichseitige Wachstum auslöst, welches zur tropistischen Krümmung führt. Nach Blaauws Auffassung dagegen tritt als primäre Reaktion auf einen Lichtreiz eine Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit im gereizten Organ auf. Wirkt der Lichtreiz einseitig, so entwickelt sich an den ungleich belichteten Flanken die Wachstumsreaktion ungleich stark, und diese Ver-

schiedenheit führt zur phototropischen Bewegung, die also rein sekundär entsteht. Der einseitige Reiz ist nur als Spezialfall des allseitig einwirkenden zu betrachten. Die phototropische Krümmung stellt sich dar als Spezialfall der durch allseitige Belichtung hervorgerufenen Wachstumsreaktion. Aber auch die Wachstumsreaktion faßt Blaauw nicht als Reizerscheinung im strengen Sinne auf. Sie soll nicht auf eine Erregung des sensiblen Protoplasmas zurückgeführt werden, sondern auf direkte photochemische Einwirkung des Lichtes auf die Wachstumsprozesse. Durch örtlich ungleiche Lichtintensität soll ein örtlich ungleiches Wachstum hervorgerufen werden, das zur Krümmung führt. Das Problem des Phototropismus wird also nicht nur zurückverlegt in die durch den Lichtreiz beeinflußten Wachstumsvorgänge, sondern die Erscheinung des Phototropismus als solche wird zum bloßen Wachstumsvorgang.

Nun hat sich der klassische Reizbegriff, der auf dem Begriff der Auslösung und der Disproportionalität im Energieverhältnis von Reizursache und Reaktion fußte, durch eine Reihe von Arbeiten der letzten Jahre bereits eine gewisse Modifikation gefallen lassen müssen. Die Gültigkeit des Reizmengengesetzes für den Phototropismus (Blaauw, 1909; Fröschel, 1908, 1909) und den Geotropismus (Maillefer, 1909; Rutten-Pekelharing, 1910) und die Abhängigkeit der phototropischen und geotropischen Reaktion hinsichtlich ihrer Stärke und Geschwindigkeit von der Reizmenge (Arisz, 1915; Lundegårdh, 1918) zeigen zur Genüge, daß bei den Reizerscheinungen, entgegen den früheren Anschauungen, quantitative Beziehungen sogar in ziemlich ausgedehntem Umfang vorliegen. Diesen trägt Blaauws Auffassung weitgehend Rechnung. Neuestens erbringt Sierp (1921)[1] den Nachweis, daß bei der Haferkoleoptile die Wirkung des Lichtes auf das Wachstum eine doppelte ist: es verändert einerseits die mittlere Wachstumsgeschwindigkeit,

[1] Diese interessante Untersuchung erschien, als meine Arbeit bereits druckfertig war. Da sie eine Reihe wichtiger Berührungspunkte mit meinen Ergebnissen enthält, habe ich noch soweit als möglich darauf Bezug genommen.

anderseits verwandelt es den gleichmäßigen Wachstumsverlauf in einen charakteristisch wellenförmigen. Nur die erstere Wirkung aber will Sierp als „phototropische Lichtwachstumsreaktion" für das Zustandekommen der Krümmung in Anspruch nehmen.

Die ganze Bewertung der Blaauwschen Theorie könnte eine wesentliche Klärung erfahren, wenn es gelänge, sie mutatis mutandis auch auf andere Tropismen zu übertragen, d. h. auch für diese eine Wachstumsreaktion nachzuweisen. Dazu ist im folgenden ein erster Versuch gemacht hinsichtlich des Geotropismus. Es liegt am nächsten, die Frage zuerst für diesen in Angriff zu nehmen. Geotropismus und Phototropismus zeigen eine Anzahl von Analogien im Reaktionsverlauf und in den quantitativen Beziehungen zwischen Reizmenge und Reaktionshöhe und -geschwindigkeit, die auf gewisse gemeinsame Elemente in den beiden Erscheinungsreihen hinweisen.

Ich habe mir deshalb die Frage gestellt, ob wohl nach der Einwirkung von Schwerkraft- und Zentrifugalkraftreizen eine Wachstumsreaktion nachweisbar wird, die sich in Analogie zu Blaauws Deutung der Lichtwachstumsreaktion in kausale Beziehung zu den geotropischen Erscheinungen bringen ließe. Durch genaue Messung der Zuwachsgrößen in kurzen Intervallen suchte ich festzustellen, ob die Wachstumsgeschwindigkeit durch verschiedenartige Massenimpulse in der Weise beeinflußt wird, daß von einer typischen Wachstumsreaktion gesprochen werden kann. Methodisch war der Weg durch das Vorgehen von Blaauw gewiesen. Leider stand mir zu den Untersuchungen nur eine relativ kurze Zeit zur Verfügung. So sind sie weit davon entfernt, irgend welche Vollständigkeit beanspruchen zu können, und tragen in mancher Hinsicht nur orientierenden Charakter. Hoffentlich aber können sie späteren Arbeiten den Weg weisen für die weitere Vertiefung und Vervollständigung der hier gewonnenen Resultate.

2. Material und Versuchsanstellung.

Die Versuche wurden ausschließlich mit Dunkelkeimlingen von Avena sativa ausgeführt. Da an diesem Objekt die Lichtwachstumsreaktion von Vogt und neuerdings von Sierp (1919, 1921) studiert worden ist, so sind hier eine Anzahl von wertvollen Vergleichsdaten vorhanden. Ich benutzte eine reine Linie von Svalöfer Hafer, aus Svalöf bezogen. Die dadurch erreichte Gleichartigkeit des Materials hinsichtlich der Wachstumsgeschwindigkeit und Reaktionsfähigkeit war trotz sorgfältiger Auslese der kräftigsten Körner aber nicht so groß, wie man erwarten konnte. Die individuelle Variabilität der Versuchspflanzen machte sich trotzdem noch ziemlich störend bemerkbar.

Teilweise müssen diese Ungleichheiten vielleicht auch dem Umstand zugeschrieben werden, daß es mir nicht möglich war, die Pflanzen bei konstanter Temperatur anzuziehen; denn bei Anzucht im Versuchsraum trat trotz reichlicher Ventilation das berüchtigte Auswachsen der Hypokotyle viel zu stark auf. Die Anzucht geschah deshalb im Gewächshaus. Die entspelzten Körner kamen für 24 Stunden zum Anquellen auf einen Streifen nasses Filtrierpapier, dessen Enden in Wasser tauchten. Dann wurden sie einzeln in runde Zinkblechtöpfchen von 3 cm Höhe und 4 cm Durchmesser in ein Gemisch von fein gesiebter Erde und Sand gepflanzt. Sie blieben nach dem Bepflanzen, vor Lichtzutritt geschützt, noch 1½ bis 2 Tage im Gewächshaus und wurden 24 bis 36 Stunden vor dem Gebrauch ins Dunkelzimmer gebracht. Da die Versuche im Sommerhalbjahr ausgeführt wurden, war das Wachstum ein ziemlich rasches. In der Regel waren die Pflanzen 3 Tage nach Beginn der Keimung zum Versuch brauchbar. Die Erde wurde stets in gleichmäßig durchfeuchtetem Zustand verwendet und die Töpfchen nach dem Bepflanzen gut angegossen. An den folgenden Tagen genügte dann ein einmaliges Besprengen mit feiner Brause, um die Erde gleichmäßig feucht zu halten; stärkeres Gießen wurde besonders

streng vermieden vor der Einstellung zum Versuch, um Wachstumsschwankungen zu verhüten.

Ein Nachteil dieser Art der Anzucht waren die unvermeidlichen Temperaturschwankungen während derselben. An heißen Tagen stieg die Temperatur im Gewächshaus bis zu etwa 38° C. Im Mai und gegen den Herbst hin schwankte sie zwischen 18 und 25° C. Die Versuche selbst wurden bei 22° C. ausgeführt. Da die Pflanzen vor Beginn des Versuchs mindestens 24 Stunden in der konstanten Temperatur des Versuchsraums zubrachten, so waren Schwankungen der Wachstumsgeschwindigkeit, wie sie Vogt bei plötzlichen starken Temperaturänderungen beobachtete, ausgeschlossen. Ebenso hätte erwartet werden können, daß die Unterschiede in der Reaktionsfähigkeit, die Bach (1907) nach ungleichen Anzuchttemperaturen feststellte, hier durch die viel frühere Übertragung in den Versuchsraum ausgeglichen worden wären. Aber es machte sich doch insofern noch eine Nachwirkung der Gewächshaustemperatur geltend, als die in der heißen Zeit sehr rasch gekeimten Pflanzen oft auch während des Versuches noch eine etwas größere Wachstumsgeschwindigkeit aufwiesen, als die bei niedrigeren Temperaturen angezogenen Keimlinge.

Die Pflanzen wurden bei einer Koleoptilenlänge von 16 bis 33 mm zum Versuch verwendet. Der aufsteigende Ast der großen Periode des Wachstums ist für derartige Messungen dem Maximum bei weitem vorzuziehen, weil bei ersterem sich viel eher die normale Wachstumsbeschleunigung berechnen läßt. Ein hier auftretendes Maximum kann mit Sicherheit vom Maximum der großen Periode unterschieden werden. Außerdem treten Nutationen im Allgemeinen um so weniger störend auf, je geringer die Länge der Koleoptile ist.

Als Versuchsraum stand mir im Utrechter botanischen Laboratorium ein Dunkelzimmer mit konstanter Temperatur zur Verfügung, das durch elektrische Heizung auf 22° C gehalten wurde. Durch den von Talma (1918, S. 375ff.) beschriebenen Thermoregulator wurde in der Mitte des Versuchs-

raums eine Konstanz der Temperatur bis auf 0,5° C. erzielt, und diese durch die Aufzeichnungen eines Termographen fortlaufend kontrolliert.

Für die Erneuerung der Luft diente ein lichtdicht eingebauter elektrischer Ventilator. Durch wiederholtes, nicht zu lange andauerndes Ventilieren ließ sich eine genügende Reinheit der Luft erzielen, ohne daß dadurch Temperaturschwankungen eintraten.

Für die nötige Luftfeuchtigkeit sorgte neben aufgestellten Wassergefäßen eine besondere Rieseleinrichtung. Aus einem in der Höhe angebrachten Reservoir tröpfelte Wasser auf ein darunter aufgehängtes Nesseltuch, wodurch dieses beständig naß gehalten wurde. Auf diese Weise wurde eine relative Luftfeuchtigkeit von 55 bis 60% erreicht.

Für die Dauer der Beobachtung kamen die Pflanzen in einen Thermostaten mit einem Wassermantel von Zimmertemperatur, der in der Mitte des Raumes aufgestellt war. Durch den Wassermantel wurden die kleinen Schwankungen beim Ein- und Ausschalten der Öfen soweit ausgeglichen, daß im Innern des Thermostaten im Lauf eines Versuchs die Temperatur sich noch um höchstens 0,1 bis 0,2° C. veränderte. Durch ein im Wassermantel befindliches Thermometer mit einer Skala von Zehntelgraden ließ sich jederzeit die Temperatur kontrollieren. Die Erneuerung der Luft im Thermostaten geschah mittels einer Wasserstrahlluftpumpe, durch welche Luft durch den Innenraum hindurchgesaugt werden konnte. Die Feuchtigkeit im Innenraum war, wie Kontrollmessungen ergaben, die gleiche wie im Versuchszimmer.

Die Beobachtung geschah durch ein Mikroskop (Zeiß, Obj. A, Mikrometerokular 2), dessen Tubus in die eine Seitenwand des Thermostaten in horizontaler Stellung eingebaut war in der Weise, daß eine kleine seitliche Bewegung möglich war, ohne die Stabilität der Aufstellung zu sehr zu beeinträchtigen. Durch Abschrauben der Frontlinse erhielt ich eine 71fache Vergrößerung (ein Mikrometerteilstrich = 14 μ), was

eine Präzision der Ablesung bis auf 3,5 μ genau ergab. Die Ablesungen wurden alle 3 Minuten vorgenommen. Bei jedem Versuch wurde das Wachstum einer einzigen Pflanze verfolgt.

Die Verschiebung der Versuchspflanze in vertikaler Richtung mußte für Wachstumsmessungen natürlich in ausgedehntem Maße möglich sein. Sie erfolgte sehr rasch und präzis mit Hilfe eines Kathetometers, das in den Boden des Thermostaten eingebaut war. Auf dessen oberes Ende wurde das Töpfchen mit der Versuchspflanze aufgesetzt. Bei den fortlaufenden Beobachtungen geschah die Messung in Teilstrichen des Mikrometerokulars; größere Zuwachswerte, zur Berechnung der mittleren Wachstumsgeschwindigkeit in einem längeren Zeitraum, konnten bis auf 20 μ genau am Kathetometer abgelesen werden. Eingeführt wurde die Versuchspflanze ins Innere des Thermostaten durch eine Öffnung in seiner oberen Wand, durch die zugleich das für die Ablesungen erforderliche Licht eintrat.

Als Lichtquelle diente eine 100kerzige Halbwattlampe mit sehr dunkler Rubinglasüberbirne, die senkrecht über der Thermostatenöffnung befestigt war. Ihr Licht wurde durch ein drehbares Spiegelchen so ins Mikroskop geworfen, daß sich von der erleuchteten Okularskala die Koleoptilenspitze als scharfe Silhouette abhob. Vier weitere Spiegel, die zu phototropischen Versuchen angebracht waren, blieben vollständig verdunkelt durch Kappen von schwarzem Papier. Zur Absorption der Wärmestrahlen wurde eine Glasschale, 5 cm hoch mit Wasser gefüllt, über die Thermostatenöffnung geschoben. Ein am Boden der Schale angebrachtes Scheibchen schwarzen Papiers, dessen Größe so gewählt war, daß der Lichtzutritt zum Beobachtungsspiegel nicht dadurch beeinträchtigt wurde, verhinderte die direkte Bestrahlung der Koleoptilenspitze von oben.

Spezielle Versuche, über die an andrer Stelle eine vorläufige Mitteilung erschienen ist (Zollikofer, 1920), hatten gezeigt, daß der Einfluß des roten Lichtes auf das Wachstum keineswegs vernachlässigt werden darf. Die Versuchspflanze war bei einer

Entfernung von 45 cm von der Lichtquelle einer Lichtstärke von ungefähr 0,4 MK ausgesetzt. Das Aufstellen der Pflanze im Thermostaten geschah, um die Belichtung möglichst einzuschränken, ohne direktes Licht. Nur für die Einstellung des Mikroskops und für die Kathetometerverschiebung wurde die Beobachtungslampe angedreht. Das beanspruchte 1 bis höchstens 2 Minuten. Auch die Orientierung der Koleoptile in der Weise, daß ihr größerer Durchmesser in die Beobachtungsrichtung fiel, konnte ohne Licht geschehen. Eine Lötstelle am Töpfchenrand diente mir als Marke; zu dieser wurden die Samen beim Einpflanzen stets in bestimmter Weise orientiert. Zum Ablesen der Uhr, für die Notierungen und sonstige Hantierungen diente eine 50kerzige Lampe mit Rubinglasüberbirne, die annähernd die gleiche Lichtstärke durchließ wie die Beobachtungslampe. Im Thermostaten war die Versuchspflanze vollständig gegen die Strahlen derselben geschützt. Soweit für andere Manipulationen Licht erforderlich war, zum Einsetzen in die Zentrifuge, zum Messen der Koleoptilenlänge, zur Kontrolle der Spitzensymmetrie usw., achtete ich streng darauf, die direkte Belichtung auf ein Minimum einzuschränken.

Zu den Schleuderversuchen stand mir eine vom Institutsmechaniker de Bouter speziell für meine Zwecke hergerichtete Zentrifuge zur Verfügung. Sie wurde von einem Elektromotor von $^1/_8$ HP getrieben und lieferte mit Hilfe verschieden großer Übersetzungen und eines zwischengeschalteten Regulierwiderstandes Kräfte bis zu ungefähr 200 g. Die Zentrifugentrommel, die einen Durchmesser von 27 cm hatte, konnte durch einen Hebel arretiert werden. Das ermöglichte eine sehr rasche Übertragung und Sistierung der Bewegung. Das Töpfchen mit der Versuchspflanze kam in ein genau passendes Kästchen; dieses wurde in ein zwischen zwei Schienen beliebig verstellbares Widerlager in der Trommel eingeschoben. Die Beweglichkeit desselben ermöglichte es, den Abstand von der Achse in bestimmten Grenzen zu variieren. Durch verschiedene Stellung

des Kästchens konnte die Versuchspflanze entweder parallel zur Zentrifugenachse orientiert werden, oder in der Richtung der Fliehkraft, die Koleoptile nach innen oder nach außen gerichtet. Zum Ausbalancieren diente ein im gegenüberliegenden Sektor verschiebbares Laufgewicht. Die Schienen trugen eine Zentimetereinteilung, wodurch eine rasche und genaue Einstellung ermöglicht wurde. Ein dicht schließender Deckel aus Aluminium, dessen Rand mit dickem nassen Filtrierpapier ausgeschlagen war, sorgte für möglichst hohen Feuchtigkeitsgehalt im Innern der Trommel, um Störungen im Wachstum durch gesteigerte Transpiration so viel als möglich zu vermeiden. Das Einsetzen der Pflanze in die Zentrifuge konnte mit wenigen Handgriffen geschehen. Das Herausschleudern der Erde aus dem Töpfchen wurde verhindert durch Aufsetzen eines kleinen Metalldeckels mit zentraler Öffnung für den Durchtritt der Koleoptile. Dieser kam auch bei den Klinostatenversuchen und bei Reizung in der Inverslage zur Verwendung.

Da die Stromschwankungen im Netz sich öfters im Gang der Zentrifuge bemerkbar machten, kontrollierte ich jeweils die Umdrehungsgeschwindigkeit mit Hilfe von Tourenzähler und Stoppuhr, sowohl direkt vor der Exposition, als auch während derselben. Die angegebenen Fliehkräfte sind nach der Formel $F = \frac{4{,}024 \cdot r}{t^2}$ berechnet, wobei r den Abstand von der Achse in Metern, t die Umlaufszeit in Sekunden bedeutet. Die Zentrifugenachse ließ sich nach Bedarf horizontal oder vertikal stellen.

3. Der Verlauf des Wachstums unter den gegebenen Bedingungen.

Wie ich im vorigen Abschnitt kurz erwähnt habe, erwies sich das rote Licht schon in der geringen verwendeten Menge von Einfluß auf die Zuwachsbewegung. Ein tropistischer Effekt wurde allerdings trotz der einseitigen Einwirkung im Thermostaten nicht bemerkbar, weil bei der senkrechten Aufstellung die Schwerkraft von Anfang an dem Krümmungsbestreben entgegenwirkte. Dagegen trat stets zu Beginn der Beobachtung eine charakteristische Wachstumsreaktion auf. Diese war doppelt störend, da es sich ja bei den Versuchen gerade um die Feststellung einer andern Wachstumsreaktion handelte. Hinsichtlich genauerer Angaben muß ich auf die erwähnte Mitteilung (Zollikofer, 1920) verweisen. An dieser Stelle sei nur so viel darüber ausgeführt, als wesentlich ist für die Beurteilung der uns hier beschäftigenden Versuche.

Als Beispiel des Wachstumsverlaufs unter den beschriebenen Bedingungen diene der in Fig. 1 wiedergegebene Versuch. Auf der Abszisse sind die Beobachtungsintervalle von je 3 Minuten eingetragen; die Ordinaten geben die zugehörigen Zuwachsgrößen in μ, umgerechnet auf eine Minute. Betrachten wir die Kurve im Hinblick auf die Lichtwachstumsreaktion, so ist für diese charakteristisch die anfängliche Wachstumshemmung, der meistens im Gegensatz zum vorliegenden Beispiel noch eine kurze Beschleunigung vorausgeht. Auf das Minimum folgt ein langsamer Wiederanstieg, der entweder direkt oder nach Überschreitung eines kleinen Maximums zu einer annähernd konstanten Höhe des Zuwachses führt. Dieser Zeitpunkt ist in der Regel nach 40—60 Min. erreicht. Es war zunächst denkbar, daß es sich dabei um die Wirkung einer Erschütterung oder kleiner Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen bei der Übertragung in den Thermostaten handelte. Bei Kontrollversuchen blieb aber eine Ortsver-

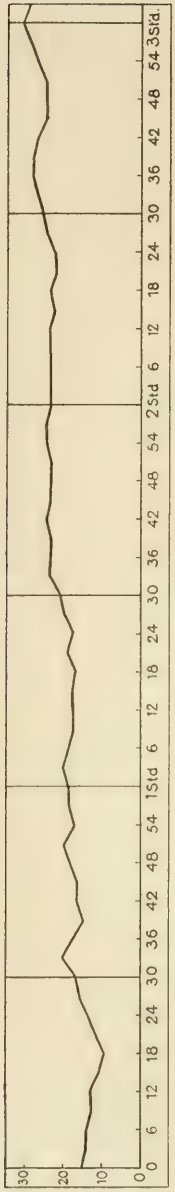


Fig. 1. Wachstumsverlauf nach Anfangsbeleuchtung von 24 MKS (1 Min. 0,4 MK rotes Licht).

änderung von weniger als 25 Minuten (Aufstellung in der Anzuchtkiste oder in der Zentrifugentrommel) ohne merkliche Einwirkung. Tabelle 1 gibt einen solchen Versuch wieder, bei dem der Aufenthalt im Thermostaten für 10 Minuten unterbrochen wurde, nachdem das Wachstum konstant geworden war. Die Pflanze wurde so lange in die für die Schleuderversuche benutzte Zentrifugentrommel gestellt und nachher weiter beobachtet. Die Zahlen geben die auf einander folgenden Zuwachswerte, umgerechnet in μ pro Minute. Es zeigt sich nach der Unterbrechung wohl eine gewisse Hemmung, aber keine der Rotlichtreaktion der Fig. 1 entsprechende wellenförmige Schwankung des Wachstums.

Anderseits trat nach zwischengeschalteten Dunkelperioden von mindestens 30 Minuten, während denen die Pflanze unberührt im Thermostaten stehen blieb, in der Regel eine neue, wenn auch schwächere Wachstumsreaktion auf. Ich kann deshalb die Erscheinung nur der Einwirkung des roten Beobachtungslichtes zuschreiben. Es liegt hier offenbar eine Reaktion auf die für die Einstellung erforderliche Anfangsbeleuchtung von 1 bis 2 Minuten vor. Durch die intermittierende Nachbelichtung bei den alle 3 Minuten stattfindenden Ablesungen tritt allmählich Abstumpfung ein, die Pflanze adaptiert sich an die gleichmäßige Lichtzufuhr, und die Wachstumsschwankungen kommen zur Ruhe, sobald die bestimmte Lichtstimmung erreicht ist.

Erst wenn längere Dunkelpausen eintreten, sinkt diese so weit, daß das rote Licht wieder als Reiz wirkt.

Tabelle 1. Wachstumsverlauf bei Unterbrechung des Aufenthalts im Thermostaten. Pflanze für 10 Minuten herausgenommen.

16,5	14	*11,5*	13	13	14	**21**	17,5	16,5	13
14	14	15	14	16,5	14	11,5	13	13	11,5
11,5	Pflanze heraus			9,5	13	13	13	13	9,5
9,5	10,5	13	10,5	11,5	10,5	10,5	11,5	11,5	13
11,5	11,5	9,5	9,5	13	10,5	14	15	15	18,5
18,5	16,5	16,5	14	14	16,5	18,5	18,5	18,5	

Kehren wir nun zu Figur 1 zurück, so sehen wir, daß auch späterhin nie vollständige Gleichförmigkeit des Wachstums eintritt trotz der weitgehenden Konstanz der Temperatur. Der Wachstumsanstieg der großen Periode, der deutlich zum Ausdruck kommt (vielleicht etwas verstärkt durch den Lichtreiz?), wird nicht in gleichmäßigem Fortschreiten erreicht, sondern in einer deutlichen Wellenbewegung. In der 3. bis 5. Halbstunde sind die Erhebungen lang ausgedehnt und ganz flach, dann treten plötzlich wieder zwei etwas stärkere Anschwellungen des Wachstums auf. Vielleicht sind diese flachen Wachstumswellen noch als letzte Ausläufer der Lichtwachstumsreaktion zu betrachten. Doch scheinen mir nach dem lange andauernden ruhigen Wachstum die beiden kleinen Maxima in der 6. Halbstunde nicht mehr zur Lichtreaktion zu gehören. Hier handelt es sich aber nur um die praktische Frage, wie bald eine neu einsetzende Wachstumsreaktion sich unzweifelhaft vom bisherigen Wachstumsverlauf abheben, also mit Sicherheit festzustellen sein wird. Das ist am Ende der ersten Stunde der Fall. Es wurde deshalb vor jedem Versuch eine ununterbrochene Vorbeobachtung von $^3/_4$—1 Stunde durchgeführt, so lange bis der Zuwachs ziemlich konstant war. Wenn die Zuwachswerte wieder eine mittlere Höhe erreicht hatten und

während 15 bis 20 Minuten gleichmäßig blieben, so konnte dieser Punkt im Allgemeinen als erreicht gelten. Die Lichtwachstumsreaktion merklich abzukürzen, gelang mir nicht. Eine Erhöhung der Lichtmenge, sei es durch Verwendung der 4 Seitenspiegel, sei es durch etwas längere Anfangsbelichtung, blieb ohne sichtbaren Einfluß. Ebenso wirkungslos war früheres Einstellen in den Thermostaten. So konnte nur die Dauer der Belichtung auf ein Minimum eingeschränkt werden.

Eine weitere Schwierigkeit, die in der Methode der Einzelbeobachtung begründet lag, bot die starke individuelle Variabilität der Versuchspflanzen. Obgleich mein Samenmaterial einer reinen Linie entstammte, kam sie sehr unliebsam zur Geltung. Troendle hat in seinen variationsstatistischen Untersuchungen über die geotropische Reaktionszeit (1915) gefunden, daß diese genau wie ein morphologisches Merkmal variiert, was sich in einer typischen Variationskurve ausdrückt. Er hat allerdings mit einer Population gearbeitet; aber bei der Unmöglichkeit, auch in einer reinen Linie Samen zu bekommen, die unter völlig gleichen Ernährungsbedingungen erwachsen sind, ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß sein Befund mit gewissen Einschränkungen auch für reine Linien gelten wird. Folgt aber die Reaktionszeit der Zufallskurve, so ist zu vermuten, daß dies auch für andre physiologische Eigenschaften zutreffen wird. Die starken individuellen Differenzen im Verhalten meiner Versuchspflanzen veranlaßten mich, Kontrollbeobachtungen in dieser Richtung vorzunehmen. Eine Serie von 30 Pflanzen wurde 10 Minuten geotropisch gereizt. Eine Stunde nach Beginn der Reizung wurden die Koleoptilen in der von Arisz (S. 48) angegebenen Weise mittels einer Linse auf durchsichtiges Papier projiziert und rasch nachgezeichnet. Nachher wurde dann die Spitzenabweichung in Millimetern gemessen. Die Versuchsbedingungen waren die gleichen wie bei den übrigen Versuchen. In Tabelle 2 ist die Verteilung der Varianten auf die verschiedenen Größenklassen dargestellt.

Tabelle 2. Variation der Spitzenabweichung nach geotropischer Reizung.

Größe der Spitzenabweichung in mm	0	0,25	0,5	0,75	1,0	1,25	1,5	1,75	2,0	2,25	2,5	2,75	3
Zahl der Pflanzen	2	1	6	3	3	2	2	2	2	2	2	1	1

Die Zahlen zeigen eine außerordentliche Variabilität in der Stärke der Reaktion, trotzdem sie sich auf Pflanzen einer Serie, also unter völlig gleichen Bedingungen erwachsen, beziehen. Ich möchte auf diese Tatsache ausdrücklich hinweisen mit Rücksicht auf die individuellen Verschiedenheiten in den später zu besprechenden Versuchen. Wohl wurden alle Pflanzen mit zu geringer Wachstumsgeschwindigkeit eliminiert. Aber bei der großen Variationsbreite schon in bezug auf den äußeren Krümmungseffekt liegt es auf der Hand, daß es praktisch unmöglich war, ganz einheitliche Resultate zu erzielen, wo es sich um eine so empfindliche Reaktion wie die Wachstumsreaktion handelt. So muß eben aus den Resultaten ein Mitteltypus herausgeschält werden. Daß infolge der Einzelbeobachtung auch die Zahl der Versuche beschränkt bleiben mußte, ist ein weiterer Nachteil der Methode.

Die starke Variabilität der Pflanzen hinsichtlich der Wachstumsgeschwindigkeit machte es auch sehr schwer, einen zuverlässigen Mittelwert für die Beschleunigung des Wachstums während der Dauer eines Versuchs zu bekommen. Aus Sierps Angaben (1918, Tabelle 8) läßt sich für die ganz dunkel stehenden Koleoptilen eine mittlere Beschleunigung von 3% pro Stunde berechnen, für die bei schwachem roten Dauerlicht aufgestellten 3,3%. Ich fand unter fünf Kontrollmessungen zweimal überhaupt keinen Wachstumsanstieg während 2½ bis 3 Stunden; 3 Versuche dagegen ergaben eine Beschleunigung von 8 und 9% pro Stunde bei 4½ bis 6stündiger Beobachtung. Ich habe deshalb den Berechnungen über die prozentualen Änderungen der Wachstumsgeschwindigkeit einen mittleren Wachstumsanstieg von

5% pro Stunde zugrunde gelegt. Als Ausgangswert dafür diente die Wachstumsgeschwindigkeit am Ende der Vorbeobachtung. Um den durch die Rotlichtreaktion entstehenden Fehler auszuschalten, ist auch bei Berechnung der Wachstumsänderung in den Kontrollversuchen die erste Stunde unberücksichtigt geblieben.

Was das Nutieren der Versuchspflanzen anbetrifft, so trat dieses am stärksten auf bei Koleoptilen von über 30 mm Länge, weshalb ich im allgemeinen trotz der geringeren Wachstumsgeschwindigkeit etwas kürzere Pflanzen bevorzugte. Stark nutierende Exemplare wurden stets eliminiert. Schwache Nutationen waren nicht sehr störend, da die seitliche Beweglichkeit des Mikroskops das Nachrücken gestattete; es wurde in diesem Fall stets nur die vertikale Verlängerung gemessen. Hinsichtlich der Reaktionsfähigkeit fand ich keinen merklichen Unterschied zwischen kürzeren und längeren Koleoptilen. Es erwiesen sich nur sehr kurze Koleoptilen (unter 18 mm) im allgemeinen als weniger reaktionsfähig.

---

4. Versuche mit Schwerkraft- und Zentrifugalkraftreizen.

Wenn Schwerkraft- und Zentrifugalkraftreize eine typische Änderung des Wachstumsverlaufs, analog der Lichtwachstumsreaktion, hervorrufen, so war eine solche sowohl nach allseitig wie nach einseitig einwirkendem Reiz zu erwarten. Allseitige Reizung mußte sie aber insofern reiner zum Ausdruck bringen, als hierbei die unter Umständen störenden Erscheinungen der Krümmungsbewegung wegfielen. Sie ließ sich leicht ausführen durch Klinostatenversuche mit Rotation um die horizontale Achse. Eine Ergänzung dazu konnte die antagonistische Reizung zweier gegenüberliegender Flanken am intermittierenden Klinostaten bilden. Für die einseitige Reizung kam in erster Linie die Exposition in optimaler Reizlage in Betracht,

außerdem verschieden große, quer zur Organachse angreifende Zentrifugalkräfte. Endlich ließ sich auch von Kräften, die in der Längsrichtung einwirken, ein Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit vermuten, gestützt einerseits auf die Wachstumshemmung, welche Sprosse in der Inverslage erfahren (Voechting, Raciborski 1900, Hering), anderseits auf Riss' Beobachtungen über die hemmende Wirkung der Längskomponente der Schwerkraft. Es war also außerdem die Wirkung der Inverslage in bezug auf die Schwerkraft und verschieden große Fliehkräfte zu untersuchen und endlich eine allfällige Wirkung von in der Längsrichtung normal angreifenden größeren Fliehkräften.

Aus Gründen der Übersichtlichkeit gebe ich meine Versuche nicht in der Reihenfolge wieder, in der sie ausgeführt wurden. Zunächst sei die Wirkung quer angreifender Kräfte besprochen. Die klarsten Verhältnisse für die erste Orientierung bieten die Klinostatenversuche mit allseitiger Reizung.

A. Quer angreifende Kräfte.

a) Allseitige Reizung am Klinostaten.

Wenn wir eine Pflanze so um die horizontale Klinostatenachse rotieren, daß ihre Längsachse die Verlängerung der Klinostatenachse bildet, die Schwerkraft also allseitig quer angreift, so wird nach einander allen ihren Flanken eine gewisse kleine Reizmenge zugeführt, und die Summation der Einzelimpulse in jedem Längsstreifen muß zu einer bestimmten Erregungshöhe führen. Zu einer tropistischen Reaktion kann es nicht kommen, da die ausgelösten Krümmungstendenzen einander gegenseitig kompensieren. Ist aber die primäre Reaktion eine Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit, so muß diese allseitig gleichmäßig zur Geltung kommen.

Die geotropische Präsentationszeit für Avena beträgt nach Rutten-Pekelharing (Tabelle 3, S. 21) bei einem Ablenkungswinkel von 90° und einer Temperatur von 22,5° C. im

Mittel 4½ Minuten. Ich begann zunächst mit längeren Rotationszeiten, konnte aber mit der Reizdauer heruntergehen bis auf 2½ Minuten, ohne daß die tatsächlich auftretende Wachstumsreaktion allzu undeutlich wurde. Für die Drehung am Klinostaten wurde über die Versuchspflanze ein leeres Töpfchen gestülpt, das mit zwei kreuzweise gespannten Gummibändchen auf dem Versuchstöpfchen befestigt wurde. Dadurch war die Pflanze gleicherweise vor dem roten Licht und vor erhöhtem Transpirationsverlust während der Rotation geschützt. Die Reizzeiten wurden so gewählt, daß mit wenigen Ausnahmen ganze Umdrehungen ausgeführt wurden. Die Dauer einer Umdrehung betrug 90 Sekunden.

Ein Bild des Wachstumsverlaufs nach allseitiger Reizung bieten die Kurven A bis C der Figur 2. Weitere Versuche sind in Tabelle 3 bis 7 wiedergegeben. Zwecks Raumersparnis sind nur die paar letzten Zuwachswerte vor der Reizung eingetragen. Diese zeigen oft in einem leichten Anstieg das Ende der Rotlichtreaktion. Die Zahlen der Tabellen, sowie die Ordinaten in den Kurven bezeichnen die Zuwachsgrößen in μ pro Minute, berechnet aus dem Beobachtungsintervall von 3 Minuten. In den Kurven gibt der Pfeil den Zeitpunkt der Reizung an, die unterbrochene Linie die normale Wachstumsgeschwindigkeit. Die Maxima sind in den Tabellen durch Fettdruck, die Minima durch Kursivdruck hervorgehoben.

Tab. 3. 2½ Minuten allseitig quer gereizt (Versuch 61).

18,5	20	25,5	24,5	23,5	24,5	23,5	24,5	Reizung		
20	20	**27**	24,5	22	15	*13*	14	16,5	17,5	
18,5	18,5	21	22	22	20	18,5	22	24,5	25,5	(1 Std.)
21	21	22	22	24,5	27	25,5	21	23,5	25,5	
28	**32,5**	28	25,5	27	25,5	23,5	27	23,5	23,5	(2 Std.)
22	*20*	23,5	23,5	28	25,5	27	25,5	24,5	23,5	

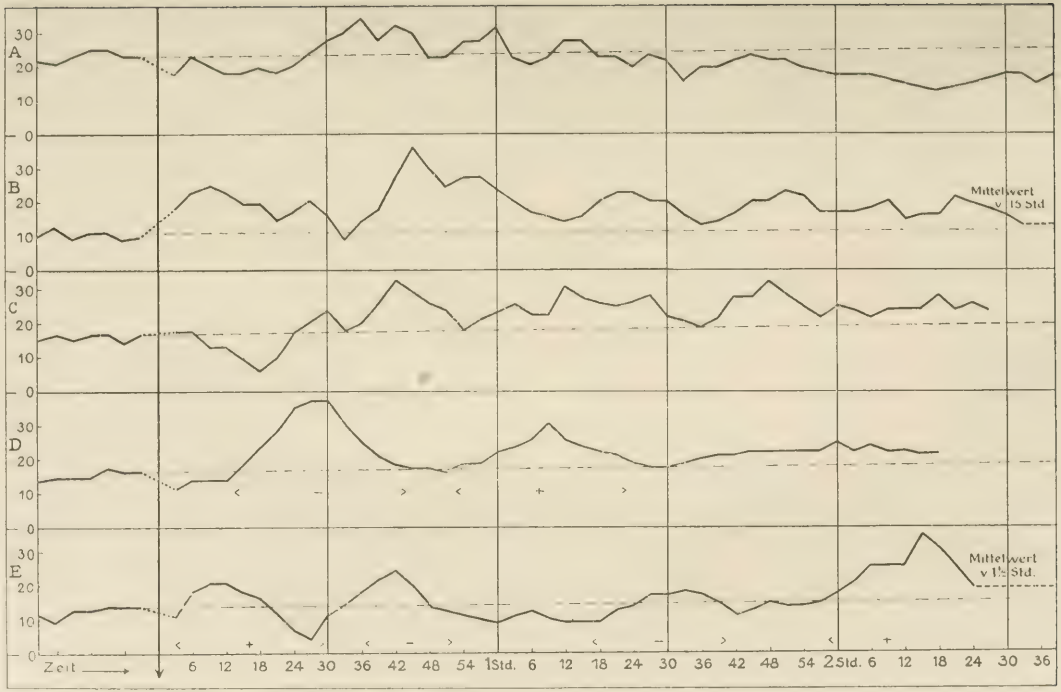


Fig. 2. A—C Rotation am Klinostaten mit allseitig quer angreifender Kraft.
A $2^1/_2$ Min., B 9 Min., C 12 Min gereizt. (Versuch 91, 108, 45.)
D—E Geotropische Reizung, D $2^1/_2$ Min., E 5 Min. (Versuch 74, 94.)

Tab. 4. 5 Minuten allseitig quer gereizt (Versuch 107).

9,5	11,5	14	18,5	18,5	18,5	18,5	18,5	Reizung		
17,5	**29**	24,5	23,5	20	*16,5*	**23,5**	**23,5**	**23,5**	21	
18,5	17,5	20	16,5	16,5	16,5	17,5	17,5	17,5	17,5	(1 Std.)
16,5	17,5	17,5	18,5	20	21	18,5	17,5	14	16,5	
11,5	11,5	14	14	16,5	14	11,5	*9,5*	11,5	16,5	(2 Std.)
23,5	30,5	**32,5**	25,5	—	—	—	16*)	—	—	

*) Mittelwert von $1^3/_4$ Stunde.

Tab. 5. 9 Minuten allseitig quer gereizt (Versuch 38).

17,5	15	18,5	18,5	21	23,5	24,5	23,5	Reizung		
21	20	18,5	17,5	18,5	21	21	21	20	21	
17,5	9,5	*6*	11,5	11,5	14	23,5	**29**	**29**	28	(1 Std.)
25,5	27	22	21	18,5	17,5	16,5	*14*	*14*	20	
22	21	23,5	21	22	22	23,5	20	24,5	18,5	(2 Std.)

Tab. 6. 15 Minuten allseitig quer gereizt (Versuch 39).

22	17,5	14	16,5	17,5	20	18,5	20	Reizung		
27	23,5	23,5	21	20	21	18,5	*14*	15	17,5	
18,5	22	24,5	27	28	**31,5**	29	28	25,5	22	(1 Std.)
20	*9,5*	11,5	18,5	25,5	23,5	23,5	25,5	24,5	25,5	
31,5	27	23,5	24,5	*21*	22	24,5	25,5	23,5	24,5	(2 Std.)
25,5	24,5	28	23,5	22	27	29	24,5	31,5	31,5	
30,5	31,5	31,5	25,5	29						

Tab. 7. 18 Minuten allseitig quer gereizt (Versuch 43).

18,5	16,5	16,5	13	14	14	14	14	Reizung		
16,5	22	28	**31,5**	25,5	23,5	20	*17,5*	18,5	20	
23,5	23,5	24,5	25,5	29	27	24,5	30,5	25,5	27	(1 Std.)
28	27	25,5	27	25,5	25,5	27	27	31,5	**32,5**	
28	27	28	27	28	28	29	30,5	25,5	30,5	(2 Std.)
29	28	27	27	27	27	28	28			

Die angeführten Versuche zeigen, trotz Abweichungen im einzelnen, alle das Bild einer typischen Wachstumsschwankung. Als Erstes tritt der wellenförmige Verlauf des Wachstums hervor. Aus den zahlreichen Einzelwellen hebt sich, in den meisten Fällen deutlich erkennbar, eine größere Wellenform heraus. Auf einen anfänglichen Anstieg (der in manchen Fällen fehlt) folgt eine Verzögerung des Wachstums, die in der Regel etwa eine halbe Stunde nach der Reizung zu einem deutlichen Minimum führt. Darauf steigt die Geschwindigkeit wieder bis zu einem Maximum, das meistens beträchtlich über der Anfangsgeschwindigkeit liegt. In der Regel sinkt das Wachstum dann rasch; nur selten hält es sich längere Zeit auf gleicher Höhe. Das Steigen und Fallen, besonders der Abfall nach dem zweiten Maximum, ist immer wieder von einer rückläufigen Bewegung unterbrochen, wodurch sich die ganze Kurve aus lauter mehr oder weniger deutlichen, kleineren Einzelwellen zusammensetzt.

In Tabelle 8 sind die sämtlichen Klinostatenversuche mit quer angreifender Kraft zusammengestellt. Um einen Überblick über die Art und Größe der Wachstumsänderung zu geben, habe ich die algebraische Summe aller Abweichungen von der normalen Wachstumsgeschwindigkeit, ausgedrückt in Prozent derselben, für je 2 Stunden berechnet. Die Zahlen geben an, ob die Gesamtänderung eine Wachstumsbeschleunigung oder eine Hemmung war, und bieten ein ungefähres Bild von der Höhe derselben. Die normale Geschwindigkeit ist aus den Werten zu Ende der Vorbeobachtung mit einer stündlichen Beschleunigung von 5% des Anfangswertes berechnet. Die Wachstumsmessungen wurden nach der Reizung durchschnittlich 2—2½ Stunden ununterbrochen durchgeführt. Da damit aber das Ende der Wachstumsreaktion noch nicht erreicht war, bestimmte ich in den späteren Versuchen mit Hilfe des Kathetometers noch den Zuwachs für das anschließende Zeitintervall (ca. 2 Stunden oder 1 Nacht) und berechnete daraus die mittlere Geschwindigkeit. Im letzteren Fall ließ sich die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit nur ganz ungefähr bestimmen,

weil in diesem Zeitraum in der Regel schon das Maximum der großen Periode überschritten war. Für seine Lage konnte aber nur ein mittlerer Wert angenommen werden. Ich setze diese Zahlen deshalb in Klammer. Sie sind aber insofern doch von Wert, als sie einen Anhaltspunkt für den späteren Wachstumsverlauf geben, ob ein weiteres Sinken oder Steigen der Wachstumsschnelligkeit stattfindet. Um die Amplitude und Verteilung der Ausschläge zum Ausdruck zu bringen, gebe ich die Abweichung der zwei ersten Maxima und des ersten Minimums von der normalen Wachstumsgeschwindigkeit in Prozent derselben an, außerdem ihre zeitliche Lage, berechnet vom Beginn der Reizung ab.

Die in Tabelle 8 angeführten Einzelwerte zeigen sich auf den ersten Blick recht schwankend. Die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit ist sehr verschieden nach ein und derselben Reizdauer. Die individuelle Variabilität tritt stark hervor, die Wachstumskurve erscheint bald zusammengedrängt, bald auseinandergezogen. Eine Gesetzmäßigkeit aber zeigt sich in den Vorzeichen der Wachstumsänderung. Bei einer Reizdauer bis zu 9 Minuten ergibt sich als Gesamtsumme aller Abweichungen von der normalen Geschwindigkeit ein negativer Wert, also eine Wachstumshemmung, oberhalb 9 Minuten eine Beschleunigung. Bei den kürzesten und längsten Reizungen verstärkt sich die Tendenz zur Wachstumsverzögerung, bzw. Beschleunigung noch in den folgenden 2 Stunden. Später scheint die Hemmung weiter zuzunehmen, so viel sich aus den leider nur vereinzelten Daten ersehen läßt.

Wenn wir ferner die Anfangs- und Endglieder aller Gruppen vergleichen (die Versuche sind innerhalb der einzelnen Gruppen nach steigenden Werten der Wachstumsänderung in den ersten 2 Stunden geordnet), so ergibt sich ein deutliches Ansteigen mit wachsender Reizdauer. Ebenso steigen die Zeitwerte bis zum Eintritt des ersten Maximums und Minimums an. Gewisse quantitative Beziehungen zwischen Reizmenge und Wachstums-

Tab. 8. Reizung am Klinostaten
mit allseitig quer angreifender Kraft.

Vers.-Nr.	Reizdauer in Min.	Änderung d. Wachstumsgeschw. in %			1. Maximum		1. Minim.		2. Maxim.	
		1.—2. Std.	3.—4. Std.	5.—19. Std.	Beschleun. %	nach Min.	Verzögerg. %	nach Min.	Beschleun. %	nach Min.
70a	2½	—28	—	—	—	—	40	18	8	78
61	2½	—11	—	—	9	12	48	24	22	99
91	2½	—5	—39	(—52)	0	9	22	24	45	39
107	3	—5	—39	(—47)	57	9	56	21	27	27
60	5	—31	—18	—	—	—	58	18	—11	39
64	5	—17	—22	—	5	18	31	30	5	42
63	5	—9	—	—	4	18	27	30	19	87
47	6	—1	+25	—	16	21	32	33	11	51
38	9	—10	—	—	—	—	72	48	32	63
108	9	+66	(—19)		118	18	21	42	206	54
41	12	+5	—	—	38	15	55	33	47	51
42	12	+13	+17	—	32	18	21	36	49	51
45	12	+35	—	—	6	15	65	30	87	54
39	15	+12	—	—	26	18	36	39	39	63
44	18	+9	+37	—	27	36	19	57	33	90
43	18	+49	—	—	91	30	—1	42	83	72

reaktion sind also zweifellos vorhanden. Die Lage des zweiten Maximums dagegen zeigt keine deutliche Gesetzmäßigkeit, der spätere Verlauf der Wachstumskurve variiert stark, ebenso auch die Höhe der 3 Kardinalpunkte, die sehr von der individuellen Reaktionsfähigkeit abhängt.

Vergegenwärtigen wir uns an Hand der Zahlen von Tabelle 8 nochmals den Wachstumsverlauf, so stellen sich Kurve A und C der Figur 2, wenn wir von den Einzelschwankungen absehen, als Typen desselben nach kürzerer und längerer Reizung dar. Im ersteren Fall sinkt die Geschwindigkeit vom zweiten Maximum ab kontinuierlich bis tief unter die normale Höhe, wodurch der negative Wert der Gesamtsumme der Wachstumsänderungen zustande kommt. Im zweiten Fall dagegen hält sie sich entweder längere Zeit annähernd gleich hoch, oder sinkt doch nur so langsam, daß sie stets noch beträchtlich über dem Normalwert bleibt. Dadurch entsteht die ausgeprägte Wachstumssteigerung, die in der unteren Hälfte der Tabelle zutage tritt.

Wir finden somit als Wirkung der Rotation am Klinostaten einen typisch wellenförmigen Wachstumsverlauf, der in seiner Gesamtheit eine bestimmte Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit zum Ausdruck bringt, je nach der Dauer der Reizung eine Verzögerung oder eine Beschleunigung. Ein ähnlich wellenförmiger Verlauf tritt uns auch entgegen in der Wachstumsreaktion, die Vogt bei Haferkoleoptilen nach Belichtung senkrecht von oben erhalten hat (vgl. seine Kurven S. 208, 212, 219, 223). Vor allem aber ist der Vergleich mit den Resultaten von Sierp (1921), der Haferkeimlinge zweiseitig belichtete, von größtem Interesse. Nach Sierp findet sich dieser wellenförmige Wachstumsverlauf nach jedem Licht- oder Dunkelreiz als „primäre" Licht- bzw. Dunkelwachstumsreaktion, in ganz ähnlicher Weise aber auch nach Erschütterungen und nach kurzer Einwirkung von Narkotika. Ihm steht als sekundäre, „tropistische" Wachstumsreaktion eine Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit gegenüber, bei schwächeren Reizen eine Beschleunigung, bei stärkeren eine Hemmung. Die Analogie mit der Wirkung allseitiger geotropischer Reizung am Klinostaten ist so auffallend,

daß wir nicht daran zweifeln können, das Gegenstück zur Lichtwachstumsreaktion, eben die vermutete Schwerewachstumsreaktion oder Geowachstumsreaktion vor uns zu haben. Diese stimmt somit in den Grundzügen vollkommen mit der Lichtwachstumsreaktion desselben Objekts überein. Die Wachstumsänderung erfolgt bei der Schwerewachstumsreaktion in entgegengesetztem Sinn, im Einklang damit, daß es sich bei tropistischer Wirkung der Schwerkraft um eine negative Reaktion handeln müßte, wo auf Lichtreiz eine positive Bewegung ausgeführt würde. Ehe wir aber auf die Beziehungen im einzelnen eingehen können, ist zu untersuchen, in welcher Weise andere Formen der Schwerewirkung das Wachstum beeinflussen.

b) Reizung am Klinostaten mit abwechselnd längs und quer angreifender Kraft.

Die bezeichnete Angriffsrichtung der Schwerkraft erhalten wir, wenn wir die Pflanze nicht in die Verlängerung der Klinostatenachse bringen, sondern mit ihrer Längsachse senkrecht zu derselben orientieren. Ich führte eine Anzahl solcher Versuche aus zur Kontrolle von später zu besprechenden Schleuderversuchen, bei denen die Schwerkraft in dieser Weise mitwirkte. Doch möchte ich sie hier einfügen, da sie sich eng an die andern Klinostatenversuche anschließen. Hierher gehört zunächst Kurve J der Figur 3. Einige weitere Versuche gebe ich in Tabellenform.

Tab. 9. 3 Minuten allseitig gereizt, abwechselnd längs und quer (Versuch 101).

23,5	23,5	25,5	24,5	24,5	25,5	25,5	25,5	Reizung		
21	24,5	24,5	**27**	24,5	22	17,5	16,5	*14*	18,5	
20	25,5	**28**	25,5	22	22	24,5	27	23,5	21	(1 Std.)
18,5	*16,5*	*16,5*	21	23,5	25,5	27	24,5	25,5	25,5	
28	**29**	27	25,5	**29**	25,5	24,5	23,5	*22*	*22*	(2 Std.)
23,5	25,5	23,5	23,5	25,5	27	**30,5**	28	28	25,5	21

Tab. 10. 6 Minuten allseitig gereizt, abwechselnd längs und quer (Versuch 93).

10,5	10,5	11,5	11,5	14	17,5	15	16,5	Reizung		
9,5	10,5	11,5	11,5	14	14	13	11,5	13	16,5	
14	16,5	15	16,5	17,5	20	21	**29**	21	*16,5*	(1 Std.)
22	29	35	**36**	35	30,5	25,5	*21*	23,5	32,5	
35	**39,5**	32,5	32,5	28	28	23,5	27	29	28	(2 Std.)
23,5	*21*	*21*	25,5	25,5	24,5	23,5	25,5			

Tab. 11. 6 Minuten allseitig gereizt, abwechselnd längs und quer (Versuch 76).

18,5	16,5	16,5	16,5	15	15	15	15	Reizung		
16,5	20	**24,5**	21	17,5	14	17,5	16,5	16,5	16,5	
15	14	14	*10,5*	16,5	17,5	16,5	16,5	15	15	(1 Std.)
14	17,5	20	25,5	25,5	**30,5**	28	25,5	25,5	**30,5**	
28	27	25,5	24,5	23,5	23,5	22	22	23,5	25,5	(2 Std.)
24,5	21	18,5	18,5	18,5	20	23,5	24,5	23,5	21	
20	18,5	17,5	20	20						

Tab. 12. 12 Minuten allseitig gereizt, abwechselnd längs und quer (Versuch 75).

14	15	16,5	17,5	17,5	17,5	16,5	17,5	Reizung		
24,5	**28**	23,5	15	10,5	10,5	*9,5*	20	22	22	
23,5	17,5	*11,5*	13	15	16,5	16,5	15	14	14	(1 Std.)
16,5	16,5	20	20	20	20	21	32,5	25	**42**	
37	*28*	*28*	30,5	35	**44,5**	42	42	37		

Das Kurvenbild fügt sich im allgemeinen den beiden Typen ein, die wir oben für die Reaktion auf allseitig quer einwirkende Schwerkraft gekennzeichnet haben. Ein Unterschied macht sich aber bemerkbar einerseits in dem vielfach unruhigeren Wachstumsverlauf der 2. Stunde, indem dort noch relativ große Ausschläge auftreten, da die Maxima und Minima zeitlich viel unregelmäßiger verteilt sind, anderseits in durchwegs etwas höherliegenden Zuwachswerten bei kürzerer Reizdauer. Die

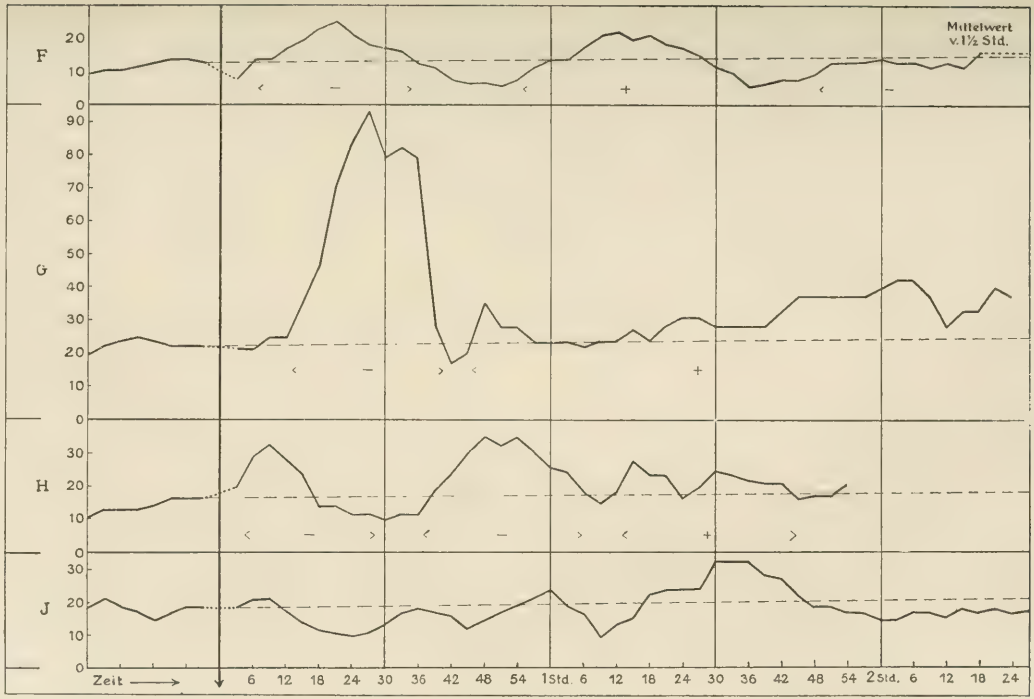


Fig. 3 F—H Schleuderversuche mit quer angreifenden Kräften.
F $2^1/_2$ Min. mit 2g, G 3 Min. mit 2,5 g, H 10 Min. mit 1 g geschleudert. (Versuch 68, 51, 110.)
J Klinostatenversuch. Schwerkraft 3 Min. abwechselnd längs und quer angreifend. (Versuch 78.)

Wachstumskurve verläuft durchschnittlich weniger tief unter dem Normalwert, oder hält sich sogar über demselben in ihrem späteren Gang. Dieses Verhältnis wird besonders deutlich in Tabelle 13.

Tab. 13. Reizung am Klinostaten
mit abwechselnd längs und quer angreifender Kraft.

Vers.-Nr.	Reizdauer in Min.	Änderung d. Wachstumsgeschw. in %				1. Maxim.		1. Minim.		2. Maxim.	
		1.—2. Std.	3.—4. Std.	5.—7. Std.	8.—19. Std.	Beschleun. %	nach Min.	Verzögerg. %	nach Min.	Beschleun. %	nach Min.
101	3	−14	−45	—	—	5	15	46	30	6	42
92	3	−12	+9	+2	−12	12	54	36	75	36	120
78	3	−8	—	—	—	13	12	50	27	−8	39
105	3	−5	+15	—	—	27	48	27	84	29	129
87	3	−4		(−43)		5	12	44	39	38	90
81	3	+37	+44	—	—	102	45	-19	78	59	126
77	6	−4	+21	—	—	43	12	63	72	—	—
80	6	+11		(−40)		43	12	32	24	47	42
82	6	+11		(−50)		—	—	44	33	28	42
76	6	+28	+24	—	—	62	15	33	48	91	84
93	6	+30		(−2)		66	60	6	66	106	78
79	12	+18	+32	—	—	84	15	29	45	67	57
75	12	+27	+33	—	—	58	18	47	33	32	45

Während bei allseitig quer angreifender Schwerkraft erst nach einer Reizdauer von 9 Minuten die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit in den ersten 4 Stunden einen positiven Gesamtwert ergibt, finden wir hier schon nach 6 Minuten langer Rotation eine Wachstumsförderung, in einem Fall sogar schon nach 3 Minuten Reizdauer. In den übrigen Versuchen ist nach Rotation von 3 Minuten die Wachstumshemmung in

den ersten 2 Stunden durchschnittlich beträchtlich geringer und geht teilweise später in eine Förderung über. Die in Tabelle 8 zutage tretende Zunahme der Wachstumsförderung in der 3. und 4. Stunde nach längerer Reizung findet sich auch hier wieder, ebenso die nach der 4. Stunde einsetzende, länger anhaltende Wachstumshemmung. Es hat den Anschein, als ob die hier mitbeteiligte Längskraft im Sinne einer Wachstumsförderung in den Anfangsstunden wirken würde. Bei Besprechung derjenigen Versuche, in welchen die Längskraft allein zur Einwirkung kam, wird sich Gelegenheit ergeben, näher auf diesen Punkt einzugehen.

c) Antagonistisch geotropische Reizung am intermittierenden Klinostaten.

Den Klinostatenversuchen mit allseitiger Reizung schließen sich noch einige Versuche am intermittierenden Klinostaten an, bei denen die Pflanzen in Horizontallage je eine Minute abwechselnd antagonistisch gereizt wurden. Die Umdrehungsdauer von einer Stellung in die entgegengesetzte betrug 15 Sekunden. Ich gebe zwei Beispiele dieser Versuche in Tabelle 14 und 15 und eine Zusammenfassung in Tabelle 16.

Tab. 14. 2½ Minuten antagonistisch gereizt (Versuch 72).

21	21	25,5	28	25,5	25,5	24,5	24,5	Reizung		
11,3	13	14	15	15	16,5	17,5	16,5	17,5	18,5	
18,5	18,5	20	22	25,5	**28**	25,5	25,5	25,5	24,5	(1 Std.)
25,5	21	18,5	16,5	16,5	15	15	16,5	17,5	18,5	
18,5	16,5	16,5	16,5	16,5	15	*14*	17,5	18,5	20	(2 Std.)
20	22	21	21	21	22	23,5	21			

Tab. 15. 12½ Minuten antagonistisch gereizt (Versuch 49).

13	15,5	18,5	23,5	23,5	24,5	23,5	23,5	Reizung		
21	20	22	20	*18,5*	21	21	25,5	25,5	**34**	
30,5	24,5	23,5	22	20	*18,5*	21	29	27	24,5	(1 Std.)
24,5	27	24,5	25,5	27	27	27	27	27	28	
31,5	**32,5**	**32,5**	31,5	27	24,5	22	24,5	25,5	24,5	(2 Std.)
24,5	28	22	*21*	27	28	28	27	29	30,5	31,5

Tab. 16. Antagonistische Reizung am Klinostaten.

Vers.-Nr.	Reizdauer in Min.	Änderg. d. Wachstumsgeschw. in %		1. Maximum		1. Minimum		2. Maximum	
		1.—2. Stunde	3.—4. Stunde	Beschleun. %	nach Min	Verzögerg %	nach Min.	Beschleun. %	nach Min.
72	2½	—27	—	—	—	53	6	10	51
48	7½	—4	+6	19	9	19	33	14	39
50	7½	—2	+19	44	18	43	75	41	129
59	10	—20	—	—18	12	49	36	—5	63
58	10	—10	+10	15	27	49	75	15	117
49	12	+2	—	41	42	25	60	16	66

Die Versuche geben gegenüber den früheren wenig Neues. Ein Unterschied konnte höchstens insofern vermutet werden, als hier zwei bevorzugten Flanken eine größere Reizmenge zugeführt wurde. Es scheint, daß der dadurch gegebene Wachstumsimpuls durchschnittlich etwas geringer ist, was die Höhe der einzelnen Ausschläge betrifft. Doch sind die Versuche zu wenig zahlreich, um eine Entscheidung zuzulassen, ob diese Erscheinung nicht bloß zufällig ist. Das Auftreten positiver Werte in der Summe der Wachstumsabweichungen erfolgt bei ziemlich gleichen Reizzeiten wie nach Reizung mit allseitig quer angreifender Schwerkraft. Die Versuche lassen sich deshalb diesen letzteren direkt anschließen.

d) Reizung mit einseitig quer angreifenden Kräften.

Die Versuche mit geotropischer Reizung und diejenigen mit einseitig quer angreifenden Schleuderkräften gehören so eng zusammen, daß ich sie zur Besprechung zusammenfasse. Zur geotropischen Reizung wurden die Pflanzen in die Zentrifugentrommel gestellt. Sie wurden bei allen einseitigen Reizungen

so orientiert, daß die Krümmungsrichtung mit der kürzeren Querachse der Koleoptile zusammen fiel, so daß nachher senkrecht zur Krümmungsrichtung beobachtet werden konnte. Bei den Schleuderversuchen bestand die Möglichkeit, auch die Größe der Kraft zu variieren. Außerdem hoffte ich, durch verschiedene Stellung der Achse einen Beitrag zur Frage der „Längskraft" zu gewinnen. Die Koleoptilen standen bei quer angreifender Kraft parallel zur Zentrifugenachse. Bei vertikaler Stellung derselben wirkte also die Schwerkraft in der Längsrichtung ein, im Gegensatz zu den geotropischen Versuchen, bei denen gar keine Längskomponente wirksam war. Bei horizontaler Achsenstellung war die Längskraft ausgeschaltet. Zu der einseitig quer angreifenden Fliehkraft kam aber hier die allseitig quer angreifende Schwerkraft hinzu, welche sich abwechselnd zur ersteren addieren und von ihr subtrahieren mußte; die Summe der zur Einwirkung kommenden Kräfte war also doch gleich der angewendeten Fliehkraft. Was nun ihre Richtung anbetrifft, so hat Giltay (1910) für kombinierte Reizung mit gleich großen Kräften nachgewiesen, daß die Einstellung in die Resultante von Schwerkraft und Fliehkraft erfolgt. Buder (1919) vermutet auch für den Geotropismus die allgemeine Gültigkeit des von ihm für die phototaktischen Bewegungen nachgewiesenen Resultantengesetzes. Auch Riss fand, daß zwei Kräfte, die senkrecht zu einander und senkrecht

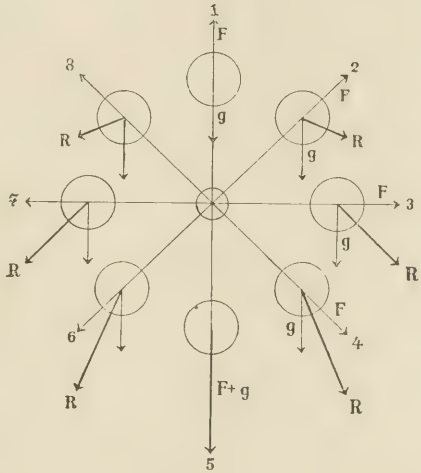


Fig. 4.

zur Längsachse des Organs angreifen, denselben Effekt haben, wie die durch das Kräfteparallelogramm ausgedrückte Resultante. Dieser Fall ist hier realisiert. Wie es Figur 4 darstellt, muß sich die Angriffsrichtung der Resultanten bei der Drehung kontinuierlich ändern. Die kurze Querachse der Koleoptile war stets in die Richtung der Fliehkraft eingestellt. Nur in Stellung 1 und 5 fällt aber die Resultante in die Richtung dieser Achse. Bei Gleichheit der Kräfte ist sie in Stellung 1 = 0, in Stellung 5 = 2 g. Dazwischen bewegt sie sich innerhalb + 90° und — 90° hin und her, wobei sie mit der Annäherung an die extremen Lagen immer kleiner wird, so daß für die Krümmungsbewegung doch die mittlere Richtung maßgebend ist. Es müßte sich also durch die wechselnde Angriffsrichtung der Kraft beim Schleudern um die horizontale Achse eine gewisse Annäherung an die Verhältnisse bei allseitiger Reizung am Klinostaten ergeben, nur daß hier die tropistische Wirkung nicht in Wegfall kommt.

Wie nach den eingangs mitgeteilten Zahlen über die Variabilität der Reaktionsgröße bei einseitiger Reizung zu erwarten war, traten bei gleich starker Reizung sowohl die Wachstumsreaktion wie die Krümmungsbewegung in sehr ungleicher Stärke auf. Letztere war bei der angewandten Vergrößerung schon bei einer Reizdauer von 5 Minuten bei gut reagierenden Pflanzen sehr energisch. Um richtige Werte zu bekommen, war es nötig, den Zuwachs in der Wachstumsrichtung zu messen, was durch Drehung der Mikrometerskala leicht möglich war. Die vertikale Projektion des zurückgelegten Weges, welche in einigen Kontrollversuchen bei unveränderter Vertikalstellung der Skala gemessen wurde, gab nicht nur absolut zu niedrige Werte, sondern auch ein verändertes Kurvenbild. Je stärker bei der ersten negativen Krümmung die seitliche Bewegung war, um so geringer war der in der Vertikalen zurückgelegte Weg; dem ersten Maximum der in der Wachstumsrichtung gemessenen Zuwachsgrößen entsprach ein Minimum der Werte der vertikalen Projektion, dem ersten Minimum um-

gekehrt ein Maximum der letzteren. Ein Beispiel soll dies illustrieren.

Tab. 17. 5 Minuten mit 2 g geschleudert (Versuch 36a). Vertikaler Zuwachs.

15	13	14	15	15	16,5	14	14	Reizung		
23,5	17,5*	9,5	3,5	2,5	*0*	*0*	2,5	10,5	14	
16,5	18,5	17,5*	20	**22**	**22**	21	**22**	20†	17,5	(1 Std.)
13	17,5	21	18,5	27	25,5	**36**	32,5	30,5	30,5	
30,5	28	22	*21*	22	22	24,5	30,5	23,5	24,5	(2 Std.)
34	30,5†	24,5	21	18						

** negative Krümmungsbewegung. †† Rückkrümmung.

Zwischen ** und †† erfolgten die negative und die positive Krümmungsbewegung, in der übrigen Zeit verlief das Wachstum gerade. Die negative Krümmung wurde in sehr kurzer Zeit (33 Minuten) durch eine außerordentlich starke seitliche Bewegung ausgeführt, während der in der Vertikale vorübergehend gar keine Verlängerung zu beobachten war. In die darauffolgende Pause von 18 Minuten fällt ein kleineres Maximum. Die Ausgleichsbewegung verlief viel ruhiger, in kleinen Schritten und über 1 Stunde anhaltend. In diese Zeit fiel nur ein schwächeres Minimum, außerdem zwei recht hohe Maxima. Allgemein erfolgte die Rückkrümmung langsamer als die primäre Krümmungsbewegung und war nicht von einer entsprechenden Depression der Vertikalverlängerung begleitet. Nach einer Reizung von 10 bis 12 Minuten war die Krümmung in der Regel schon so stark, daß hier die Grenze einer zuverlässigen Messung erreicht war.

Die Kurven D und E der Figur 2 (S. 255) und F bis H der Figur 3 (S. 263) geben einige Beispiele von geotropischen und Schleuderversuchen mit verschieden großen Reizmengen. Weitere sind in den Tabellen 18 bis 24 enthalten.

Tab. 18. 2½ Minuten geotropisch gereizt (Versuch 102).

15	13	14	14	14	13	14	14	Reizung		
14	18,5	20	24,5	23,5	21	23,5	23,5	20	22	
23,5	24,5	25,5	29	**34**	28	21	*18,5*	*18,5*	25,5	(1 Std.)
28	**30,5**	23,5	18,5	*17,5*	24,5	23,5	27	24,5	24,5	
28	32,5	32,5	32,5	**37**	**37**	**37**	36	32	24,5	(2 Std.)
25,5	27	29	31,5	27	*15*	18,5	27	—	29*	—

* Mittelwert von 2 Std.

Tab. 19. 5 Minuten geotropisch gereizt (Versuch 73).

11,5	17,5	18,5	20	20	20	22	20	Reizung		
20	23,5	23,5	21	20	23,5	27	32,5	42	**46,5**	
29	18,5	16,5	*15*	21	22	**23,5**	18,5	17,5	16,5	(1 Std.)
14	18,5	18,5	20	21	20	21	**24,5**	**24,5**	21	
18,5	*17,5*	*17,5*	18,5	20	21	24,5	**30,5**	28	23,5	(2 Std.)
23,5	22	24,5	24,5	—	—	25,5*	—	—	—	

* Mittelwert von 1½ Std.

Tab. 20. 10 Minuten geotropisch gereizt (Versuch 55).

16,5	18,5	18,5	18,5	17,5	15	18,5	16,5	Reizung		
25,5	22	24,5	23,5	25,5	37	51	42	42	51	
56	56	**58**	56	37	32,5	23,5	*22*	24,5	32,5	(1 Std.)
37	63	61	61	61	**79**	65,5	46,5	37	32,5	
28	32,5	32,5	32,5	27	24,5	*23,5*	28	**32,5**	**32,5**	(2 Std.)
28	23,5	25,5	23,5	24,5	23,5	25,5	30,5	23,5	30,5	
24,5	24,5									

Tab. 21. 5 Minuten mit 1 g um die horizontale Achse geschleudert (Versuch 88).

15	16,5	15	15	17,5	16,5	15	16,5	Reizung		
16,5	21	**22**	21	21	18	16,5	*11,5*	14	23,5	
37	35	46,5	61	74,5	**77**	54	32,5	25,5	21	(1 Std.)
20	20	20	20	18,5	18,5	18,5	16,5	*14*	16,5	
18,5	18,5	22	18,5	18,5	22	23,5	27	29	30,5	(2 Std.)
35	31,5	29	28	30,5	28	—	—	26,5*	—	

* Mittelwert von 1½ Std.

Tab. 22. 10 Minuten mit 1 g um die horizontale Achse geschleudert (Versuch 29).

18,5	20	18,5	20	20	20	20	20	Reizung		
20	22	29	32,5	37	37	39,5	44,5	**46,5**	42	
42	35	28	28	28	25,5	23,5	20	20	16,5	(1 Std.)
16,5	16,5	*14*	*14*	23,5	23,5	25,5	27	28	28	
27	23,5	23,5	22	22	22	28	29	32,5	**36**	(2 Std.)
32,5	30,5	29	29	30,5	28	29	29	28	27	
28	28	24,5	23,5	27	24,5	24,5	23,5			

Tab. 23. 2½ Minuten mit 2 g um die horizontale Achse geschleudert (Versuch 67).

17,5	16,5	15	14	13	14	14	15	Reizung		
17,5	16,5	16,5	17,5	18,5	20	23,5	30,5	**35**	29	
23,5	20	*15*	16,5	18,5	20	22	25,5	**30,5**	29	(1 Std.)
27	25,5	23,5	23,5	24,5	24,5	25,5	28	24,5	22	
22	23,5	24,5	25,5	25,5	23,5	24,5	*22*	23,5	24,5	(2 Std.)
27	**28**	27	25,5	24,5	22	21	22	23,5	24,5	
22	21									

Tab. 24. 5 Minuten mit 2 g um die vertikale Achse geschleudert (Versuch 34).

16,5	15	14	15	16,5	17,5	17,5	16,5	Reizung		
9,5	13	15	17,5	21	23,5	23,5	25,5	29	32,5	
37	29	25,5	21	21	23,5	22	21	17,5	17,5	(1 Std.)
16,5	15	15	15	14	10	*8*	13	23,5	27	
29	28	23,5	21	15	15	18	*13*	15 — 24*		—

* Mittelwert von 1¾ Std.

Im allgemeinen bieten diese Versuche ein viel einheitlicheres Reaktionsbild, als diejenigen mit allseitiger Reizung. Der Typus des Wachstumsverlaufs ergibt sich als eine Kurve mit starkem Anstieg in der ersten halben Stunde, dem eine rasche Senkung bis ungefähr zur Anfangshöhe und in der dritten Halbstunde ein charakteristisches zweites Maximum folgt. Diesem können sich, je nach dem hoch- oder flachwelligen Charakter und der

Stärke der Reaktion, noch weitere ausgeprägte Erhebungen anschließen. Interessant ist, daß die Erhebungen durchwegs in enger Beziehung zur Krümmungsbewegung stehen: Überall, wo sich ein starker Wachstumsanstieg findet, setzt eine Seitwärtsbewegung der Koleoptilenspitze ein, deren Höhepunkt mit dem betreffenden Gipfel der Kurve zusammenfällt. Im Verhältnis wie die Wachstumsgeschwindigkeit zurückgeht, nimmt die Stärke der Krümmungsbewegung wieder ab; es folgt dann eine kurze Zeit rein vertikalen Zuwachses, die in der Wachstumskurve durch das 1. Minimum gekennzeichnet ist. Der zweite Anstieg und Abfall fällt, wenn auch oft weniger genau, mit einer neuen Krümmungswelle zusammen, ein drittes Maximum ebenso. Ich habe in den Kurven Anfang und Ende der Krümmungsbewegung mit < > markiert und ihre Richtung, ob im Sinn einer negativ geotropischen Krümmung (—) oder einer Rückkrümmung (+) verlaufend, angedeutet.

Den einfachsten Typus repräsentiert Kurve D (Figur 2): einmalige Krümmungsbewegung in negativer Richtung, der eine einmalige Rückbewegung folgt. Damit ist die tropistische Reaktion abgeschlossen, das Wachstum verläuft von da an wieder gerade, und ungefähr gleichzeitig wird auch die Wachstumsgeschwindigkeit wieder gleichförmig. Dieser Verlauf ist charakteristisch für die kleinsten angewendeten Reizmengen (Reizdauer 2½ und 3 Minuten). Er stimmt überein mit den Reaktionsbewegungen von Roggenkeimlingen nach geotropischer Reizung von 2 Minuten (Polowzow, 1909), ebenso mit dem Verhalten von Phycomyces nach einseitiger Zufuhr geringer Lichtmengen (Blaauw, 1914, Tab. 45 bis 47). Auch in Kurve G (Figur 3) findet sich dieser Typus, doch erstreckt sich hier die rückläufige Bewegung über eine viel längere Zeit und hatte ihr Ende noch nicht erreicht, als die Beobachtung abgebrochen werden mußte. In den meisten Fällen bleibt es bei Zufuhr etwas größerer Reizmengen nicht bei der einfachen Hin- und Rückbewegung, sondern es schließt sich ihr noch eine zweite negative Bewegung an. Diese bildet dann den Abschluß der

energisch verlaufenden Bewegungen. Ein weiterer Ausgleich erfolgt nur noch in ganz geringem Ausmaß durch kaum merkliche Abweichungen vom vertikalen Wachstum. Nur selten erscheint, wie in Kurve H (Figur 3), die anfängliche negative Krümmung in zwei deutlich getrennten Phasen. In diesem Fall ist mit der daran anschließenden positiven Bewegung das Ende der Reaktion erreicht. In einzelnen Fällen (Figur 2E) trat die von Bose (1906) und später von Maillefer (1910) beobachtete positive Anfangsbewegung zutage. Beide Autoren betrachten sie als mechanisch bedingt, nicht als zur geotropischen Reaktion gehörig. Vielleicht sind die da und dort auftretenden anfänglichen Depressionen des Wachstums als Endstadium dieser Erscheinung aufzufassen.

Mit den von Rutgers (1912) für Avena angegebenen Nutationsperioden stimmt die zeitliche Verteilung der beobachteten Bewegungen in den wenigsten Fällen überein. Trotzdem die Reizung in der Ebene der stärksten Nutationen erfolgte, um die für solche Messungen günstigere Schmalseite der Koleoptile beobachten zu können, dürften somit die Krümmungsbewegungen kaum wesentlich durch Nutationen beeinflußt sein, zumal ja nur schwach nutierende Exemplare verwendet wurden.

Betrachten wir nun die in Tabelle 25 und 26 zusammengestellten Daten, so ergibt sich als Hauptresultat das fast völlige Verschwinden der negativen Werte in der Gesamtänderung der Wachstumsgeschwindigkeit. Die Maxima liegen höher als nach allseitiger Reizung, das erste vielfach sehr hoch, besonders nach Anwendung größerer Reizmengen. Auch das erste Minimum erscheint durchschnittlich etwas heraufgerückt, sodaß die ganze Kurve in den ersten Stunden mehr oder weniger weit über der normalen Höhe verläuft. Aus den Zahlen der beiden Tabellen ergibt sich eine etwa 4 Stunden lange Dauer der Wachstumsbeschleunigung, wobei aber zu beachten ist, daß dieser Wert wohl nur eine untere Grenze angibt; bei genauer Feststellung

würde er sich vielleicht noch etwas erhöhen. Der weitere Verlauf der Wachstumskurve aber weist deutlich wieder nach unten. In den späteren Stunden zeigt sich eine Wachstumshemmung oder doch eine Abnahme der Beschleunigung. Ich hoffe in speziellen Versuchen noch den Umfang der Beschleunigung und der nachfolgenden Verzögerung festzustellen.

Auffallend ist, daß bei gleichen Reizmengen der einseitige Reiz einen viel stärkeren Wachstumsimpuls erteilt, als der allseitig einwirkende. Das könnte die Auffassung stützen, daß die ganze Beeinflussung der Wachstumsgeschwindigkeit nur eine

Tab. 25. Geotropische Reizung.

Vers.-Nr.	Reizdauer in Min.	Änderung d. Wachstumsgeschw. in %				1. Maxim.		1. Minim.		2. Maxim.	
		1.—2. Std	3.—4. Std.	5.—7. Std.	8.—19. Std.	Beschleun. %	nach Min.	Verzögerg. %	nach Min.	Beschleun. %	nach Min.
71	2½	−5	+12	—	—	—	—	33	30	77	45
74	2½	+27	—	—	—	119	30	8	54	73	72
102	2½	75	+79	45	—	135	48	−26	51	108	60
62	3	+19	+26	—	—	87	33	−4	54	38	63
56	5	−1	+22	—	—	—	—	47	12	63	51
111	5	+6	−9		(−10)	65	12	33	60	1	99
37	5	+6	+4	—	—	43	48	25	90	20	120
73	5	+8	+10	—	—	124	36	33	48	12	57
94	5	+14	+32	−9	(0)	48	15	69	33	68	48
95	5	+94	+11	(	−40)	268	42	−67	54	189	66
25	10	+22*	—	—	—	35	15	28	21	176	45
55	10	+104	+27	—	—	202	48	−13	63	297	87
26	12	+42	—	—	—	21	15	64	27	89	54

* Vertikalprojektion gemessen.

Tab. 26. Reizung mit quer angreifenden Zentrifugalkräften.

Vers.-Nr.	Fliehkraft in g	Reizmenge in g-Min.	Stellung d. Achse	Änderung d. Wachstumsgeschw. in %				1. Maxim.		1. Minim.		2. Maxim.	
				1.—2. Std.	3.—4. Std.	5.—7. Std.	8.—19. Std.	Beschleun. %	nach Min.	Verzögerg. %	nach Min.	Beschleun. %	nach Min.
96	1	5	vertik.	−13	−12	−41	—	18	39	33	63	41	75
100	1	5	„	+26	+7	−29	(−32)	75	30	35	45	39	57
99	1	5	„	+36	—	—	—	21	12	3	24	168	42
31	1	5	horiz.	+5	—	—	—	−1	18	26	30	77	57
30	1	5	„	+8	+31	—	—	5	18	32	27	50	51
88	1	5	„	+25	+16	−5	—	32	12	32	27	353	51
103	2	5	vertik.	−12	+16	−8	—	89	30	41	45	10	51
46	2	5	„	+14	+21	+12	(−11)	37	42	46	33	37	45
66	2	5	„	+20	+68	—	—	73	39	15	75	44	114
104	2	5	„	+43	+27	(	−18)	174	15	24	39	91	54
69	2	5	horiz.	+4	+3	—	—	63	33	16	66	24	90
68	2	5	„	+7	−16	—	—	93	24	55	54	59	75
67	2	5	„	+27	+22	—	—	129	30	13	42	91	60
51	2½	7½	vertik.	+55	—	—	—	313	30	27	45	51	51
110	1	10	vertik.	+20	—	—	—	75	18	50	39	82	60
97	1	10	„	+37	—	—	—	64	15	44	30	94	42
29	1	10	horiz.	+30	+26	—	—	128	36	33	78	33	96
65	2½	10	vertik.	+7	—	—	—	24	12	33	24	63	42
34	2	10	„	+13	+27	—	—	72	42	55	90	61	102
36	2	10	„	+40	—	—	—	84	27	28	63	103	81
35	2	20	„	+116	—	—	—	674	51	−22	81	95	108

sekundäre Erscheinung ist, nichts weiter als der Mechanismus, mit dessen Hilfe die vom einseitig einwirkenden Reizanlaß induzierte Bewegung ausgeführt wird. Ich werde später versuchen, eine andre Erklärung dafür zu geben.

Die oben besprochenen Beziehungen zwischen Reizmenge und Reaktionsgröße treten bei den geotropischen Versuchen wieder klar hervor, etwas weniger deutlich bei den Schleuderversuchen. Während die zeitliche Lage der Maxima und Minima wenig Gesetzmäßiges zeigt, steigt die Höhe des ersten Maximums im allgemeinen mit wachsender Reizmenge. Doch erscheinen hier, wohl infolge der Krümmungsbewegung verschärft, die individuellen Differenzen noch größer als nach allseitiger Reizung.

Wenn wir die Zahlen von Tabelle 25 und 26 vergleichen, so zeigt sich, daß durchschnittlich die geotropische Reizung eine stärkere Wachstumsbeschleunigung zur Folge hat, als das Schleudern mit gleichen Reizmengen. Ist dieser Unterschied vielleicht auf eine nachteilige Wirkung des Zentrifugierens zurückzuführen? Einige Kontrollversuche, bei denen ich die Pflanzen mit 1 und 2g auf der offenen Zentrifuge schleuderte, unter Weglassung des Deckels, ergaben in 3 von 4 Fällen eine starke Herabsetzung der Reaktionsfähigkeit. Nach Einwirkung von 5 bzw. 10g-Minuten blieb jede Krümmungsbewegung aus, und es trat nur eine ganz geringe Wachstumsreaktion auf. Nur eine Pflanze reagierte normal. Damit waren natürlich extreme Bedingungen gegeben, wie sie in den Versuchen selbst nie realisiert waren. Aber das Resultat weist doch darauf hin, daß, wenn überhaupt schädigende Nebenwirkungen des Schleuderns auftraten, sie sich in Richtung einer Abschwächung der ganzen Reaktion äußern dürften. Dieser Faktor ist vielleicht mit beteiligt an der auffallenden Differenz zwischen den Zahlenergebnissen der geotropischen und der Schleuderversuche.

Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß die Schleuderversuche mit verschiedener Stellung der Achse ein in bezug auf die Hemmungswirkung der „Längskraft" unerwartetes Resultat ergaben: bei horizontaler Achsenstellung, ohne Mitwirkung der Längskraft, ist die Wachstumsförderung durchschnittlich geringer als bei vertikaler. Auf eine mögliche Er-

klärung dieser Erscheinung komme ich im 7. Abschnitt zu sprechen.

B. Längs angreifende Kräfte.

a) Reizung in der Inversstellung.

Unter den nun zu besprechenden Längskräften war in erster Linie von invers einwirkenden eine deutliche Beeinflussung des Wachstums zu erwarten. Ich variierte die Reizungen in der Inverslage zwischen 5 und 15 Minuten. Ausgeführt wurden sie in der Zentrifugentrommel, wobei das Töpfchen der Versuchspflanze auf einem vorher darüber gestülpten leeren Töpfchen ruhte.

Tab. 27. 5 Minuten Inversstellung (Versuch 90).

14	14	14	13	14	14	14	14	Reizung		
16,5	11,5	8	*6*	11,5	16,5	14	13	10,5	14	
25,5	**28**	25,5	25,5	17,5	14	9,5	*4,5*	7	11,5	(1 Std.)
16,5	**23,5**	20	18,5	11,5	*6*	8	11,5	14	14	14
14	11,5	11,5	11,5	15	16,5	18,5	21	22	**25,5**	(2 Std.)
20	21	18,5	18,5	14,5	14,5	—	—	19*	—	

* Mittelwert von $1^1/_2$ Std.

Tab. 28. 10 Minuten Inversstellung (Versuch 98).

10,5	9,5	10,5	11,5	11,5	11,5	14	14	Reizung		
13	14	21	**23,5**	20	17,5	15	*14*	*14*	18,5	
25,5	30,5	27	28	28	30,5	**32,5**	30,5	30,5	24,5	(1Std.)
22	16,5	*14*	22	20	16,5	16,5	16,5	21	24,5	
23,5	23,5	25,5	30,5	28	**32,5**	**32,5**	24,5	20	*14*	(2 Std.)
22	—	—	—	24,5*	—	—	—	—	—	

* Mittelwert von $1^1/_2$ Std.

Tab. 29. 10 Minuten Inversstellung (Versuch 85).

17,5	15	14	14	15	15	15	15	Reizung		
13	11,5	11,5	11,5	9,5	8	8	7	8	13	
13	14	15	18,5	18,5	17,5	20	**24,5**	23,5	23,5	(1 Std.)
21	20	18,5	20	18,5	18,5	18,5	18,5	17,5	17,5	
17,5	17,5	17,5	16,5	16,5	15	*14*	16,5	17,5	20	(2 Std.)
21	21	21	22	23,5	**24,5**	23,5	18,5	18,5		

Tab. 30. 15 Minuten Inversstellung (Versuch 32).

11,5	10,5	13	14	14	14	16,5	16,5	Reizung	
7	*6*	8	10,5	11,5	15	15	18,5	18,5	20
22	17,5	17,5	17,5	17,5	20	23,5	**31,5**	24,5	20 (1 Std.)
20	18,5	18,5	*11,5*	20	20	21	22	20	21
22	**24,5**	20	20						

Die Schwerewachstumsreaktion (vgl. auch die Kurven *K—M* der Fig. 5) tritt nach dem kurzen Aufenthalt von 5 bis 15 Minuten in der Inverslage charakteristisch in Erscheinung. Der wellenförmige Verlauf beherrscht hier auch in der 2. Stunde noch das Bild. Die Hauptwelle — von den kleineren Schwankungen sehe ich ab — flacht sich im allgemeinen nach dem 2. Maximum noch kaum ab, sondern schreitet fast unvermindert fort. Typisch scheint auch das Auftreten einer gewissen Wachstumsförderung von Anfang an; die Zuwachsgrößen halten sich ganz überwiegend oberhalb des normalen Wertes. Noch klarer zeigt sich diese Beschleunigung in Tab. 31.

Der Wachstumseffekt besteht in den ersten vier Stunden durchwegs in einer Förderung. Das widerspricht zunächst allen Erwartungen. Die weiteren Zahlen weisen aber darauf hin, daß diese Beschleunigung nur den ersten Teil der Reaktion bildet und später in eine Wachstumshemmung übergeht, welche offenbar beträchtlich länger andauert. Denn wo die Zuwachsbewegung bis zur 19. Stunde nach der Reizung noch gemessen wurde, ergab sich überall für den späteren Verlauf eine Wachstumshemmung, die z. B. in Versuch 85 und 89 recht bedeutend ist. Das vorliegende Zahlenmaterial ist noch zu gering, um sichere Schlüsse über den späteren Wachstumsverlauf daraus zu ziehen; vor allem ist das Zeitintervall von der 8. bis zur 19. Stunde viel zu lang, um mehr als eine vorläufige Orientierung zu geben. Ich hoffe aber später feststellen zu können, ob der Gesamteffekt nach kurzdauernder Inversreizung eine Wachstumshemmung ist, wie sich vermuten läßt, ob also die bis jetzt nach-

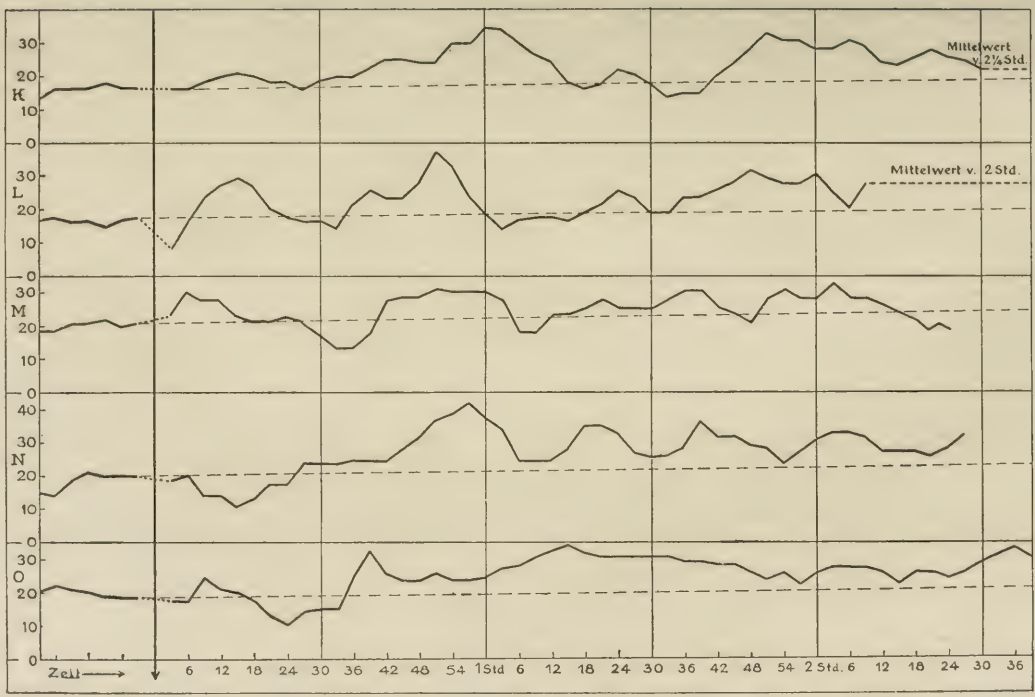


Fig. 5. K—M Inversstellung. K 5 Min., L 10 Min., M 15 Min. (Versuch 86, 109, 89).
N—O Schleuderversuche mit invers angreifenden Kräften. N 1,9(—1,3) g 10Min. O 153(—121) g 3 Min. (Versuch 27,8).

Tab. 31. Reizung in der Inverslage.

Vers.-Nr.	Reizdauer in Min.	Änderung d. Wachstumsgeschw. in %				1. Maxim.		1. Minim.		2. Maxim.	
		1.—2. Std.	3.—4. Std.	5.—7. Std.	8.—19. Std.	Beschleun. %	nach Min.	Verzögerg. %	nach Min.	Beschleun. %	nach Min.
90	5	+5	+20	+15	(−15)	93	42	69	60	59	72
83	5	+7	−6	—	—	42	18	3	42	26	57
86	5	+32	+21	—	—	27	24	2	36	102	69
33	10	+4	—	—	—	62	21	36	33	—	—
85	10	+8		(−34)		56	63	21	120	45	147
109	10	+22	+37	−1	—	62	24	22	42	101	60
84	10	+32	—	—	—	55	57	3	69	102	75
98	10	+53	+52	—	—	67	21	2	33	124	60
32	15	+6	—	—	—	81	69	38	87	35	111
89	15	+13		(−37)		44	21	35	48	43	66

gewiesene anfängliche Wachstumsförderung von einer so ausgiebigen Hemmung abgelöst wird, daß die erstere in der Gesamtwirkung gar nicht mehr zum Ausdruck kommt. Hering hat an Sporangienträgern von Phycomyces, entsprechend den Angaben von Elfving, nach 1—3stündiger Reizung in der Inverslage als Nachwirkung eine Wachstumshemmung beobachtet. Sonst liegen hauptsächlich Angaben über die Wirkung einer dauernden Inversstellung vor. Ob auch in dieser die anfängliche Wachstumssteigerung eintritt und nur bisher übersehen worden ist, bleibt noch zu untersuchen.

Was die Stärke der Reaktion nach verschieden langer Reizung anbetrifft, so zeigt sich, wie in den früheren Versuchsreihen, die Abhängigkeit von der Reizmenge: nach 10 Minuten langer Inversstellung ist die Wachstumsförderung durchschnittlich merklich größer als nach Reizung von 5 Minuten, wenn auch

bei diesen kleinen Zahlen keine deutliche Proportionalität auftreten kann.

Die Wachstumsförderung der ersten 4 Stunden wirft auch ein Licht auf die Ergebnisse der Klinostatenversuche mit abwechselnd längs und quer einwirkender Schwerkraft (vergleiche Tab. 13). Wir hatten dort gegenüber der allseitig quer angreifenden Kraft eine deutliche Verschiebung der Ausschläge in der Richtung einer Wachstumsbeschleunigung gefunden. Wenn wir darin eine Wirkung der Längskraft vermuteten, so kann es sich nur um deren Effekt in der Inversstellung handeln; denn die Wachstumsgeschwindigkeit unter dem Einfluß der längsnormal angreifenden Schwerkraft, also in der geotropischen Ruhelage, ist ja gerade die Norm, mit der wir den Einfluß anderer geotropischer Lagen vergleichen. Da bietet denn die hier auftretende Wachstumsförderung eine Bestätigung jener Vermutung. Wahrscheinlich ist es die invers angreifende Kraft, der wir bei jenen Klinostatenversuchen die stärkere Neigung zur Wachstumsbeschleunigung in den ersten Stunden zuzuschreiben haben. Wo der Zuwachs über Nacht gemessen wurde, ergab sich wie nach Inversreizung überall eine Wachstumshemmung in den späteren Stunden. Letztere findet sich allerdings auch nach Rotation bei allseitig quer angreifender Schwerkraft. Die starken Ausschläge in der 2. Stunde nach der Reizung jedoch stimmen wieder in beiden Versuchsreihen überein, sind also wohl auf das Konto der zeitweisen Inverslage zu setzen.

b) Reizung mit invers angreifenden Zentrifugalkräften.

Die Versuche mit längswirkenden Zentrifugalkräften waren die ersten, die ich überhaupt ausführte, in der Hoffnung, mit größeren Reizintensitäten vielleicht eine besonders ausgeprägte Wachstumsreaktion zu erzielen; denn Lundegårdh (1918) hatte bei quer angreifenden Schleuderkräften ein Ansteigen der Reaktionsoptima bei Intensitäten bis zu 111 g und der Reaktionsgeschwindigkeit bis zu 487 g gefunden. Die Erwartung

erfüllte sich allerdings nicht, aber es ergaben sich doch bestimmte Differenzen zwischen dem Einfluß inverser und normaler Angriffsrichtung. Da teilweise recht hohe Schleuderkräfte zur Anwendung kamen, so könnte das Bedenken erhoben werden, ob dadurch nicht pathologische Veränderungen in den Zellen zustande kommen, welche sich in Störungen des Wachstums äußern könnten. Ich fixierte deshalb eine Anzahl Koleoptilen, unmittelbar nachdem ich sie mit Kräften bis zu 200 g geschleudert hatte, in heißem Alkohol. Die Untersuchung des Zellinhaltes, teils ungefärbt, teils nach Färbung mit Methylenblau, ergab nirgends pathologische Veränderungen, weder einseitige Plasmaansammlungen, noch passive Verlagerung der Zellkerne. Die Zellen hatten durchwegs ein normales Aussehen, so daß nicht auf eine Schädigung durch das Schleudern geschlossen werden konnte.

Die Koleoptilen wurden für die Längsreizung mit ihrer Längsachse in die Richtung des Radius eingestellt. Die Zentrifugalkraft war in dem nach außen gerichteten Teil der Pflanze am größten und nahm nach innen mit der Entfernung von der Achse ab. Da die geotropische Empfindlichkeit sich nicht gleichmäßig über die Koleoptile verteilt, sondern vorwiegend in der Spitze lokalisiert ist, läßt sich nicht gut ein Mittelwert für die Größe der Kraft angeben. Am besten läßt sie sich charakterisieren durch die beiden Grenzwerte, d. h. durch diejenigen Intensitäten, welche auf die äußerste Spitze und auf die Basis der Koleoptile einwirkten. Von diesen beiden Werten ist in den Tabellen überall der auf die Spitze bezügliche vorangestellt, der die Basis betreffende in Klammer beigefügt.

Ich schleuderte bei Anwendung größerer Fliehkräfte mit vertikaler Stellung der Achse, also horizontaler Lage der Pflanze, ausgehend von der Überlegung, daß beim Zusammenwirken der Schwerkraft mit bedeutend größeren Fliehkräften die Resultante einen so kleinen Winkel mit der Fliehkraft bildet, daß die Wirkung der Schwerkraft praktisch vernachlässigt werden kann. Anders ist es bei Kräften wenig größer als g. Hier

wird die Resultante beträchtlich von der Horizontalen abweichen, so daß eine nicht mehr zu vernachlässigende Querkomponente zur Einwirkung kommt. Deshalb schleuderte ich in diesem Fall vorwiegend um die horizontale Achse. Es addierte sich dann zur längswirkenden Fliehkraft ein abwechselnd längs und quer angreifender Schwerereiz, der die Reaktion weniger störend beeinflussen mußte, als der einseitig wirkende. In den zunächst zu besprechenden Versuchen war die Koleoptilenspitze nach außen gerichtet, so daß die Fliehkraft in der Inversrichtung einwirkte und zwar mit maximaler Intensität auf die Spitze.

Tab. 32. 7½ Minuten mit 2,4 (—1,6) g invers geschleudert. Achse horizontal. (Versuch 20.)

15	18,5	20	18,5	16,5	18,5	16,5	16,5	Reizung		
29	**31,5**	27	21	15	15	13	*9,5*	13	15	
17,5	18,5	20	23,5	22	24,5	25,5	25,5	**28**	**28**	(1 Std.)
27	27	27	25,5	25,5	23,5	23,5	21	*16,5*	25,5	
28	25,5	24,5	22	22	23,5	23,5	23,5	24,5	23,5	(2 Std.)
23,5	23,5	21	23,5	22	22	24,5	23,5			

Tab. 33. 5 Minuten mit 6,6 (—4,5) g invers geschleudert. Achse vertikal. (Versuch 15.)

14	18,5	21	21	22	23,5	22	21	Reizung		
17,5	18,5	**24,5**	23,5	15	13	*6*	7	7	13	
27	30,5	44,5	**49**	48	39,5	35	30,5	28	30,5	(1 Std.)
30,5	35	35	32,5	29	30,5	30,5	29	27	28	
23,5	28	25,5	22	24,5	27	25,5	**20**	22	28	(2 Std.)
25,5	32,5	**34**	32,5	32,5	29	27	29	29	31,5	
32,5	31,5	31,5	29	27	27	28	23,5	28	28	(3 Std.)
23,5	*23,5*	27	30,5	30,5	32,5	**37**	29	28	*24,5*	
28	**30,5**	28	28	28	28	29	28	29	25,5	(4 Std.)
24,5	*23,5*	28	**30,5**	27	27	27	25,5	*20*	24,5	
22	23,5	22	24,5	**28**	24,5	22	25,5	23,5	22	(5 Std.)
22	24,5	25,5	28	23,5	*18,5*	23,5	24,5	23,5	21	
21	20	21	22	23,5	25,5	23,5				

Tab. 34. 2 Minuten mit 81,6 (—64,6) g invers geschleudert. Achse vertikal. (Versuch 2.)

14	15	21	23,5	22	22	22	21	Reizung		
14	14	9,5	7	9,5	9,5	*6*	13	14	15	—
20	18,5	23,5	25,5	28	29	30,5	**32,5**	24,5	23,5	(1 Std.)
23,5	22	22	20	21	18,5	18,5	16,5	14	16,5	
10,5	*10,5*	11,5	14	14	16,5					

Tab. 35. 2 Minuten mit 101 (—81,2) g invers geschleudert. Achse vertikal. (Versuch 7.)

23,5	23,5	24,5	25,5	24,5	25,5	24,5	24,5	Reizung		
20	22	22	**24,5**	21	21	16,5	*15*	*15*	16,5	
20	22	25,5	29	29	**37**	25	23,5	32,5	31,5	(1 Std.)
29	28	28	25,5	25,5	28	25,5	25,5	23,5	23,5	
23,5	*21*	23,5	28	28	35	—	—	—	—	

Zunächst fällt auf, daß der Reaktionsverlauf immer weniger mit demjenigen nach Inversstellung übereinstimmt, je größer die angewendeten Fliehkräfte sind. Die starken Einzelwellen in der 2. Stunde verschwinden und machen einer langgestreckten Wellenform Platz, deren Haupterhebungen vielfach ziemlich gedrängt in der 1. Stunde liegen. Die Tendenz zum Sinken der Zuwachsgrößen mit steigender Reizmenge zeigt sich besonders in Tabelle 36. Ich habe darin die Versuche nach steigenden Reizmengen angeordnet. Die erste Hälfte derselben bleibt unter der von Lundegårdh angegebenen Grenze von 40 g-Minuten, innerhalb welcher nach Reizung mit quer angreifenden Kräften keine negativ geotropische Reaktion mitwirken soll. Soweit findet sich durchwegs eine Wachstumssteigerung in den ersten 4 Stunden. Bei größeren Reizmengen tritt verschiedentlich eine Hemmung auf. Es hat den Anschein, als machte sich auch bei invers angreifender Kraft von einem bestimmten Grenzwert ab eine Gegenreaktion bemerkbar, die als Wachstumshemmung zutage tritt. Die Erscheinung erinnert an den Wendepunkt, den Sierp (1921) bei 200 MKS fand:

Tab. 36. Reizung mit längs invers angreifenden Zentrifugalkräften.

Vers.-Nr.	Fliehkraft in g	Reizmenge in g-Min.	Stellung d. Achse	Änderg. d. Wachstumsgeschw. in %			1.Maxim.		1.Minim.		2.Maxim.	
				1.—2. Std.	3—4. Std.	5.—6. Std	Beschleun. %	nach Min.	Verzögerg. %	nach Min	Beschleun. %	nach Min.
28	1,4 (—0,9)	14 (—9)	horiz.	+4	+13	—	26	57	—1	75	32	96
20	2,4 (—1,6)	18 (—12)	,,	+23	—	—	73	15	49	33	47	66
27	1,9 (—1,3)	19 (—13)	,,	+28	—	—	0	18	48	27	95	66
16	4,1 (—2,8)	20,5 (—14)	,,	+4	—	—	14	9	60	15	25	48
17	5,6 (—4,3)	28 (—21,5)	vertik.	+35	—	—	33	12	31	27	96	45
15	6,6 (—4,5)	33 (—22,5)	,,	+21	+18	—7	10	15	73	27	115	48
19	6,6 (—5,3)	33 (—26,5)	,,	+7	—	—	26	15	32	36	31	57
1	85 (—64)	85 (—64)	,,	—20	—	—	—1	9	66	24	10	51
9	71 (—44)	142 (—88)	,,	+31	—	—	55	9	43	12	64	45
2	81,6(—64,6)	163,2 (—129,2)	,,	—30	—	—	—	—	74	24	26	57
12	34 (—25)	170 (—125)	,,	—3	—	—	—21	15	42	24	38	45
7	101 (—81,2)	303 (—243,6)	,,	—1	—	—	—1	15	40	30	45	51
8	153 (—121)	459 (—363)	,,	+18	+26	—14	22	12	49	29	57	42

unterhalb dieser Lichtmenge zunehmende Wachstumshemmung, oberhalb ein immer deutlicheres Zurücktreten der Hemmung mit steigender Reizmenge. Weitere Versuche müßten entscheiden, ob tatsächlich von größeren Schleuderkräften das Wachstum im Sinne einer zunehmenden Hemmung beeinflußt wird.

Nach Lundegårdh nimmt mit steigender Reizintensität der Bewegungswiderstand ab. Damit könnte möglicherweise der etwas andere Habitus der Wachstumskurve zusammenhängen, deren Maxima und Minima durchschnittlich etwas früher liegen als nach einfacher Inversstellung.

c) Reizung mit längs normal angreifenden Zentrifugalkräften.

Bei dieser Art der Reizung konnten nur höhere Intensitäten in Betracht kommen, da von Kräften wenig größer als g von

vornherein keine deutliche Wirkung zu erwarten war. In der Tat ergaben sich noch bei Kräften von 6—7 g (an der Spitze angreifend) sehr kleine Ausschläge, welche nur wenig die Amplitude der individuellen Schwankungen überschritten. Erst beim Schleudern mit über 30 g trat eine deutliche Reaktion auf. Die Pflanzen waren bei diesen Versuchen wieder horizontal orientiert, die Koleoptilenspitze nach innen gerichtet; die Zentrifugenachse stand vertikal.

Tab. 37. 4 Minuten mit 36,4 (—55) g, längs normal einwirkend, geschleudert (Versuch 11).

23,5	22	22	21	24,5	24,5	23,5	23,5	Reizung	
18,5	21	21	**24,5**	**24,5**	23,5	22	20	17,5	15
11,5	16,5	21	28	28	25,5	28	25,5	25,5	28 (1 Std.)
25,5	28	25,5	28	29	**31,5**	30,5	28	29	30,5
29	28	28	25,5	29	29	29	28	*24,5*	25,5 (2 Std.)
30,5	**31,5**	27	25,5	27	27	*23,5*	25,5	28	**29**
29	25,5	24,5	23,5	25,5	27	28	29	28	27 (3 Std.)
30,5	30,5	30,5	28	28	29	30,5	29	28	29
28	28	27	27	27	28	31,5			

Tab. 38. 2 Minuten mit 44,9 (—66) g, längs normal einwirkend, geschleudert (Versuch 4).

20	20	17,5	17,5	16,5	18,5	18,5	18,5	Reizung	
23,5	**23,5**	**23,5**	21	16,5	11,5	8	*2,5*	7	8
6	10,5	14	14	28	28	31,5	**43**	41	27 (1 Std.)
21	21	20	18,5	*13*	20	24,5	29	25,5	27
28	29	**35**	31,5	29	29	27	29	*24,5*	29 (2 Std.)
30,5	**37**	32,5	34	34	31,5	34			

Tab. 39. 2 Minuten mit 91,2 (—117) g, längs normal einwirkend, geschleudert (Versuch 5).

21	20	20	18,5	20	21	20	20	Reizung	
19	21	18,5	20	22	23,5	**25,5**	16,5	14	14
15	10,5	*8*	11,5	14	18,5	25,5	**27**	21	21 (1 Std.)
21	20	17,5	17,5	16,5	*14*	16,5	16,5	16,5	16,5
14	16,5	18,5	16,5	17,5	15	18,5	18,5	17,5	17,5 (2 Std.)
21	20	18,5	18,5	20	21	20			

Eine Schwerewachstumsreaktion ist bei hohen Zentrifugalkräften deutlich vorhanden, aber im allgemeinen noch mehr auf die erste Stunde beschränkt, als bei inverser Angriffsrichtung. Der spätere Wachstumsverlauf ist noch ruhiger. Vor allem fällt die Abwesenheit einer ausgeprägten Wachstumsförderung auf; nach dem 2. Maximum verläuft die Kurve meist unterhalb der normalen Wachstumshöhe; wo eine Beschleunigung auftritt, ist sie ziemlich gering. Die Wachstumszahlen der Tabelle 40 halten sich auffallend nahe an Null. Es hat den Anschein, als wirkte hier der Wachstumsförderung eine Hemmung entgegen, welche der von Riss beobachteten Hemmungswirkung der Längskraft auf die Krümmungsbewegung entsprechen könnte.

Im Hinblick auf die Frage der Längskraft wurden Versuch 23 bis 24a ausgeführt, bei denen mit horizontaler

Tab. 40. Reizung mit längs normal angreifenden Zentrifugalkräften.

Vers.-Nr.	Fliehkraft in g	Reizmenge in g-Min.	Stellung d. Achse	Änderg. d. Wachstumsgeschw. in %		1. Maxim.		1. Minim.		2. Maxim	
				1—2. Std.	2.—3. Std.	Beschleun. %	nach Min.	Verzögerg. %	nach Min.	Beschleun. %	nach Min.
4	1 (−1,6)	5 (−8,0)	horiz.	+4	—	26	12	36	36	19	81
4a	1 (−1,6)	5 (−8,0)	,,	+1	—	27	12	23	30	46	51
3	1 (−1,9)	7,5 (−14,3)	,,	−13	—	—	—	55	15	18	54
1	2,3 (−2,9)	17,2 (−21,7)	vertik.	−5	—	—	—	36	21	4	54
4	6,7 (−14,4)	20,1 (−43,2)	,,	−6	—	9	36	25	66	—	—
3	6,2 (−14,4)	31 (−72)	,,	+11	+5	27	9	52	15	24	27
3	42,2(−64,6)	42,2 (−64,6)	,,	−6	—	8	12	20	24	9	51
0	37,3 (−55)	74,5 (−110)	,,	−15	—	—	—	31	21	0	39
4	44,9 (−66)	89,8 (−132)	,,	+13	—	27	9	87	30	122	60
1	36,4 (−55)	145,6 (−220)	,,	+3	+3	4	18	52	39	16	84
5	91,2 (−117)	182,4 (−234)	,,	−15	—	27	24	64	42	26	57
6	85 (−117)	212,5 (−292,5)	,,	19	—	−3	18	73	39	7	66

Stellung der Achse geschleudert wurde. Versuch 24 sei hier noch in extenso angeführt.

Tab. 41. 5 Minuten mit 1 (—1,6) g, längs normal einwirkend, geschleudert. Achse horizontal. (Versuch 24.)

11,5	11,5	16,5	16,5	17,5	17,5	17,5	17,5	Reizung		
22	**23,5**	22	20	18,5	18,5	21	18,5	14	*11,5*	
14	16,5	18,5	21	20	21	**23,5**	20	20	20	(1 Std.)
17,5	*16,5*	17,5	**22**	**22**	**22**	**22**	17,5	*14*	16,5	
21	17,5	16,5	18,5	18,5	20	**23,5**	20	17,5	18,5	(2 Std.)
18,5	18,5									

Die Versuche bilden ein Gegenstück zu den Klinostatenversuchen mit längs und quer angreifender Schwerkraft, nur daß sich zu dieser noch die längs einwirkende Fliehkraft addierte. Vergleichen wir die Ergebnisse mit den entsprechenden Versuchen von Tabelle 13 (S. 264), so zeigt sich in der Wachstumsänderung der ersten 2 Stunden im Mittel ein geringerer Anstieg als ohne Mitwirkung der Längskraft. Vor allem aber lassen die Versuchsprotokolle einen bedeutend ruhigeren Wachstumsverlauf erkennen. Die Wachstumskurve bewegt sich in Wellen mit kleinerer Amplitude, so daß man daraus das Bild einer deutlichen Reaktionshemmung gewinnt. Diese ist also wohl der Einwirkung der Längskraft zuzuschreiben im Sinne von Riss' Beobachtungen.

5. Der Verlauf der Schwerewachstumsreaktion und das Zustandekommen der Krümmung.

Wenn wir die Änderungen des Wachstumsverlaufs nach der Einwirkung von Schwerkraft- und Fliehkraftreizen überschauen, so tritt überall der wellenförmige Verlauf der Wachstumskurve hervor. Zwei Haupttypen schälen sich heraus: bei Reizung mit längs oder allseitig quer angreifenden Kräften erhebt sich die Wachstumswelle erst nach Überschreitung

eines kleineren Gipfels zum Hauptmaximum und sinkt von diesem ab entweder ganz langsam oder relativ rasch, je nach der Art der Reizung, aber stets in mehr oder weniger starke sekundäre Wellen differenziert, die sich allmählich abflachen.

Wenn dagegen die Wachstumsreaktion zu einer tropistischen Bewegung führt, also nach einseitiger Querreizung, dann liegt in typischen Fällen das Hauptmaximum im Anfang, vielfach alle späteren Ausschläge weit überwiegend; es wird rasch gefolgt von einem 2. Maximum, so daß das dazwischen liegende Minimum meist scharf eingeschnitten erscheint. Auch weitere Erhebungen treten in schärferer Abgrenzung auf. Wir haben gesehen, daß die Wellenberge hier den periodisch an- und abschwellenden Krümmungsbewegungen entsprechen, während die Minima der Kurve mit Zwischenperioden geraden Wachstums zusammenfallen. Die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit setzt sich stets länger fort als die mikroskopisch sichtbare Krümmungsbewegung.

Vergleichen wir die beiden Reaktionstypen mit den Lichtwachstumskurven von Vogt und Sierp (1919, 1921), so zeigt sich, daß die S. 260 f. besprochene Ähnlichkeit allgemein für den Typus der allseitig gleichmäßigen Schwerewachstumsreaktion gilt. Der zweiseitig, bzw. senkrecht von oben einwirkende Lichtreiz, wie ihn Sierp und Vogt anwandten, ruft bei Avena also eine prinzipiell gleichartige Wachstumsreaktion hervor, wie der allseitig, bzw. zweiseitig oder längs angreifende Massenimpuls.

Auch für den Reaktionstypus nach tropistischer Reizung scheint nach Lundegårdhs letzten, leider sehr kurzen Angaben (1921) die Analogie zu bestehen. Auch er findet bei Haferkoleoptilen während der phototropischen Krümmung das Wachstum „ausgesprochen wellenförmig" und um so mehr gehemmt, je stärker die Krümmung. Bei der geotropischen Reaktion nimmt die Wachstumförderung der Konvexseite mit der Größe der Krümmung zu, während die Hemmung der Konkavseite konstanter und absolut kleiner zu sein scheint.

Möglicherweise handelt es sich also auch hier um eine gegensätzliche Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit bei den beiden Tropismen.

Wenn wir Photo- und Geowachstumsreaktion bei Avena vergleichen wollen, so läßt sich eine Reizmenge von 5 g-Minuten mit derjenigen von 20 MKS auf eine Stufe stellen. Die von mir am häufigsten verwendeten Reizmengen von 2½ bis 15 g-Minuten würden im Krümmungseffekt einem Lichtreiz von 10 bis 60 MKS entsprechen. Vergleichbare Reizmengen finden wir also in Sierps Versuchen. Fassen wir die Dauer der Reaktion ins Auge, so finden wir die Lichtwachstumsreaktion bei Sierp über 3 bis 4 Stunden ausgedehnt. Bei der Geowachstumsreaktion dagegen spielen sich die auffallenden Wachstumsschwankungen im Zeitraum von 2 bis 2½ Stunden ab. Auch die Kardinalpunkte der Reaktion (erstes Minimum und Hauptmaximum) liegen bei Sierp auffallend später. Das findet seine Erklärung wohl in der Tatsache, daß auch die geotropische Krümmung bei Avena früher sichtbar wird und rascher ihr Maximum erreicht, als die phototropische (Bremekamp, 1915). Dazu ist allerdings noch zu bemerken, daß die Höhe und zeitliche Lage der Kardinalpunkte in meinen Versuchen bedeutend schwankender ist als bei Sierp.

Nun ist aber daran zu erinnern, daß mit dem Abflauen der starken Wellenbewegungen noch nicht die normale Wachstumsgeschwindigkeit erreicht ist. Vielmehr macht sich, so weit Messungen darüber vorliegen, eine Wachstumshemmung noch stundenlang bemerkbar, nur, wie einige länger ausgedehnte Versuche ergaben, ohne die starken Schwankungen der ersten Stunden. Es kann sich dabei nicht um eine zu hohe Veranschlagung der inneren Wachstumssteigerung handeln; diese dürfte im Gegenteil eher etwas zu niedrig als zu hoch angesetzt sein. Die Hemmung scheint sich nach den bisherigen Messungen sogar über eine viel längere Zeit zu erstrecken, als die starken Wachstumsschwankungen, die den Anfang der Reaktion charakterisieren. Bei der Inversreizung steht die ganze makro-

skopisch feststellbare Wirkung unter diesem Zeichen und wird erst verständlich durch diese Wachstumshemmung der späteren Stunden. Deshalb halte ich diese für zweifellos mit zur Reaktion gehörig. Allerdings nicht in dem Sinne, daß durch sie in den Fällen von einseitiger Reizung noch merkliche Krümmungsbewegungen zustande kämen. Solche würden ja auch bei der vertikalen Aufstellung unter Ausschluß des Klinostaten gar nicht so spät mehr auftreten.

Sierp (1921) betrachtet nur die Wachstumshemmung (bzw. Förderung nach größeren Lichtmengen) als „phototropische" Wachstumsreaktion, weil nur sie vorwiegend von der Spitze der Koleoptile ausgeht, das Wellenförmigwerden des Wachstums dagegen mehr von der Basis. Diese Argumentation ist an sich nicht ganz stichhaltig, da die Basis nach Arisz' Untersuchungen nicht mehr für so wenig phototropisch empfindlich gelten kann. Außerdem muß die lang andauernde Wachstumshemmung in meinen Versuchen, die bei weitem die Dauer der tropistischen Bewegungen überschreitet und doch nichts anderem als der Schwerewirkung zugeschrieben werden kann, Zweifel an der Berechtigung von Sierps Auffassung wachrufen. Auch die enge Beziehung zwischen den Wachstumswellen und den einzelnen Phasen der Krümmungsbewegung, die nach einseitiger Reizung zutage tritt, spricht für eine bestimmte Bedeutung der Wachstumswellen beim Zustandekommen der Krümmung. Sierp hat diese Wellenform des Wachstums auch nach der Einwirkung von Narkotika und nach Stoßreiz beobachtet, ebenso aber die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit. So liegt keine Veranlassung vor, die erstere allein als allgemeine Wirkung kurzer Änderungen eines Außenfaktors anzusprechen, die letztere dagegen als spezifisch phototropische Wachstumsreaktion. Mir erscheint vielmehr gerade das Zusammensein dieser beiden Reaktionsformen von Bedeutung. Daß es sich in den verschiedenen, von Sierp untersuchten Fällen und nun auch nach geotropischer Reizung wiederfindet, eröffnet erfreuliche Möglichkeiten für

die Verallgemeinerung der gewonnenen Auffassungen. Im Gegensatz zu Sierp halte ich das Zusammenwirken des wellenförmigen Wachstumsan- und -abstiegs mit einer Hemmung oder Förderung des Zuwachses für wesentlich für das Zustandekommen einer geotropischen Bewegung, möglicherweise allgemein für die Entstehung tropistischer Krümmungen. Es kann kaum eine zufällige Erscheinung sein, daß die starken Wachstumsschwankungen sich stets im Laufe der ersten 2—2½ Stunden finden, in dem Zeitraum, in welchem ohne Verwendung des Klinostaten bei den angewandten Reizmengen die Krümmung und der autotropische Ausgleich derselben in der Hauptsache zustande kommen. Bei allen länger ausgedehnten Versuchen fehlten in den späteren Stunden stärkere Wachstumswellen.

Sierp selbst läßt die Möglichkeit offen, daß auch die phototropische Wachstumsreaktion auf kleine Lichtmengen aus einem Nacheinander von Wachstumshemmung und Förderung, also aus einer charakteristischen Wachstumswelle bestehen könnte. Damit wäre eine Brücke zwischen unseren Auffassungen gegeben. Die Bedeutsamkeit des wellenförmigen Wachstums für die Entstehung von Krümmungen ergibt sich aus einer einfachen Überlegung. Wir leiten den zur Krümmung führenden Wachstumsunterschied an den beiden Flanken aus der ungleichen Größe der Wachstumshemmung oder Förderung an denselben her. Dieser Unterschied kann aber bei wellenförmigem Wachstum bedeutend größer ausfallen als bei gleichmäßigem, sobald eine Ungleichheit der Wellenlängen an beiden Gegenseiten gegeben ist. Für den Phototropismus trifft dies offenbar zu, wie aus Sierps Kurven für verschiedene Lichtmengen (1921) hervorgeht. Infolgedessen verschieben sich die Phasen gegeneinander, und es kommen auf diese Weise nicht nur die absoluten Differenzen in der erreichten Beschleunigung oder Verzögerung, sondern auch die viel größeren Differenzen in der Phase zur Wirkung. Ein maximaler Bewegungseffekt wird erreicht, wenn eine Beschleunigung der einen Seite mit einer

Hemmung der anderen zusammenfällt. Daraus geht unmittelbar hervor, daß von einer Wachstumskurve mit starken Schwankungen, falls diese an Ober- und Unterseite in ungleicher Intensität auftreten, auch ein relativ starker Bewegungseffekt erwartet werden kann.

Nach einseitiger Reizung erhalten wir bei Messung des Zuwachses in der Wachstumsrichtung die Resultante der Wachstumskurven beider Flanken. Wir sahen die Zuwachsbewegung in auffallenden Stößen auftreten und fanden, daß diese Wachstumsstöße mit den Krümmungsmaxima zusammenfallen; den höchsten in der Wachstumsrichtung gemessenen Zuwachswerten entsprechen die kleinsten Verlängerungen in der Vertikalen. Diese sinken während der primären Krümmungsbewegung in einzelnen Fällen bis auf 0 (vgl. Tabelle 17, S. 269), was bei allseitiger oder Längsreizung nie vorkam. Daraus ergibt sich, daß die Wachstumsunterschiede an den beiden Flanken außerordentlich groß sind. Wenn die vertikale Verlängerung gleich 0 ist, so ist offenbar der Zuwachs an der Konkavseite in diesem Augenblick gleich Null, während er an der Konvexseite gleichzeitig sehr hohe Werte erreicht. Die beiden Wachstumswellen befinden sich augenscheinlich zu diesem Zeitpunkt in entgegengesetzter Phase. Dies erklärt das häufige Auftreten einer rückläufigen positiven Bewegung zwischen zwei negativen Krümmungsbewegungen. Die beiden Wellenzüge schneiden sich, wodurch eine kurze Periode geraden Wachstums eintritt. Diese koinzidiert mit einem Minimum, da am Schnittpunkt nur die absolute Vertikalverlängerung zum Ausdruck kommt. Nun fällt der aufsteigende Ast der Wachstumsbewegung an der bisherigen Konkavseite mit dem absteigenden Ast an der Konvexseite zusammen. Es muß eine Gegenbewegung auftreten und, falls das Spiel noch weiter geht, nach dieser nochmals eine negative Krümmungsbewegung.

Van de Sande Bakhuyzen (1920) hat darauf hingewiesen, daß durch die Krümmung, die von der äußersten Spitze auf immer tiefer gelegene Regionen übergeht, während die oberen

sich wieder geradestrecken, die Reaktionen der einzelnen Zonen getrennt zum Ausdruck kommen. So wie die Krümmungsbewegung, müssen aber auch die Wachstumsreaktionen verschiedener Regionen infolge dieses Fortschreitens in basaler Richtung mehr oder weniger getrennt auftreten. Die Trennung kann keine scharfe sein, die Einzelreaktionen müssen kontinuierlich in einander übergehen, aber durch ihr zeitliches Auseinanderrücken kann doch eine gewisse Periodizität im Wachstums- und Krümmungsverlauf zustandekommen. Auf diese Weise ist vielleicht die Entstehung des wellenförmigen Wachstums aus dem bisher gleichförmigen zu verstehen, wie auch die mit den einzelnen Wellen der geotropischen Wachstumsreaktion so eng verbundenen periodischen Bewegungen der Koleoptile. Die Reaktionen benachbarter Zonen werden durch ihr Ineinandergreifen sich bis zu einem gewissen Grade verstärken; die Bewegungen weiter auseinanderliegender Partien, die sich in entgegengesetzter Phase befinden, müssen einander teilweise kompensieren. So könnte jede Wachstumswelle mit der sie begleitenden Bewegung in der Hauptsache aufgefaßt werden als Summe der Reaktionen einer Anzahl benachbarter Zonen. Zwischenperioden geradlinigen Wachstums könnten eintreten, sobald diese Bewegung kompensiert würde durch die entgegengesetzte einer tiefer gelegenen Region. Das könnte aber nur vorübergehend bei Gleichheit der Phasen der Fall sein, da ja die Amplitude der Wachstumsreaktion und mit ihr die der Bewegungen mit der Entfernung von der Spitze allmählich abnimmt. Maßgebend für den Verlauf der Wachstumskurve und für die Bewegung wäre stets diejenige Region, die gerade am stärksten von der Wachstumsreaktion ergriffen ist.

Wenn in manchen Versuchen nach Perioden relativ gleichmäßigen Wachstums nachträglich nochmals stärkere Schwankungen auftreten, so sind diese wohl mit Nutationen der Koleoptile in Zusammenhang zu bringen. Autonome Oszil-

lationen treten ja auch bei Avena regelmäßig auf; bei ihrer allgemeinen Verbreitung (Pfeffer, 1904, Bd. 2, S. 380) müssen wir vielleicht annehmen, daß das Wachstum in parallelotropen Organen überhaupt in keinem Augenblick allseitig absolut gleichmäßig ist. Abweichungen von der geotropischen Ruhelage, wie sie durch mäßig starke Nutationen hervorgebracht werden, können wohl schon als Reiz wirken. Sie werden eine erneute schwache Geowachstumsreaktion auslösen, die in solchen späten Schwankungen der Wachstumskurve zum Ausdruck kommt.

Wir haben bisher der Einfachheit halber das Wachstum jeder Flanke als etwas Einheitliches behandelt, also nur vom Zusammenwirken von 2 Einzelreaktionen bei der geotropischen Krümmung gesprochen. Nun hat Arisz bereits die Auffassung entwickelt, daß die phototropische Reaktion als Resultante einer ganzen Anzahl von Einzelreaktionen zu betrachten ist, indem jeder der einzelnen Längsstreifen des reizempfindlichen Organs mehr oder weniger selbständig perzipiert und reagiert. Dieser Gedanke findet sich bei van de Sande Bakhuyzen mit der Blaauwschen Theorie zu der Anschauung vereinigt, daß die phototropischen Reaktionen zustande kommen durch die Kombination einer Anzahl einzelner Lichtwachstumsreaktionen. Die Wachstumsvorgänge an den beiden Flanken werden also gleichsam zu Prototypen der Einzelreaktionen jeder Organhälfte. Nachdem die typische Wachstumsreaktion auch nach geotropischer Reizung nachgewiesen ist, steht nichts im Wege, diese Anschauung auf den Geotropismus zu übertragen. Für die allseitige geotropische Reizung liegt sie überdies sehr nahe.

Die Geowachstumsreaktion würde sich also darstellen als eine Summe von ineinandergreifenden Einzelreaktionen. Am einfachsten wäre ihre Entstehung nach längs wirkenden Reizen: die Reizwirkung ist für jeden Längsstreifen während der Dauer der Exposition und für alle Streifen unter einander dieselbe; die erteilten Wachstumsimpulse arbeiten zusammen und führen zu einer einheitlichen

Wachstumsänderung. Bei einseitiger Querreizung erhält ebenfalls jeder Längsstreifen lauter gleichförmige Impulse, die einander verstärken, aber infolge der ungleichen Reaktion in den beiden Organhälften wirkt die Differenz der Wachstumsänderungen bestimmend. Dadurch kommen, wie oben auseinandergesetzt wurde, viel stärkere Schwankungen zustande, weshalb nach einseitiger Reizung die größten Beschleunigungen auftreten. Nach allseitiger Querreizung endlich empfängt jeder Längsstreifen des Organs eine Summe ungleichartiger Impulse, weil in jedem Augenblick der maximale Reizzustand einem andern Streifen zukommt. Die verschiedenen Impulse müssen sich nicht nur in ihrer Krümmungswirkung kompensieren, sondern teilweise auch in ihrem Wachstumseffekt durchkreuzen und abschwächen. Es muß also auch hier die resultierende Wachstumsreaktion schwächer sein als nach einseitiger Querreizung.

Wenn wir in dieser Weise die Wachstumsänderung auffassen als die Summe einer Reihe von Einzelreaktionen, so ergibt sich eine bisher noch nicht berücksichtigte Konsequenz. Bei der Rotation am Klinostaten sind die Einzelreize tropistischer Natur, folglich müssen wir dasselbe für die Einzelreaktionen annehmen. Wir könnten also streng genommen den Klinostatenversuchen keine direkte Beweiskraft zusprechen für die Anschauung, daß die Wachstumsreaktion der primäre Vorgang und die tropistische Krümmung erst eine sekundäre Erscheinung ist; denn wie Lundegårdh (1919) gegen Blaauws Folgerungen für den Phototropismus geltend macht, läßt sich unter diesen Voraussetzungen mit gleicher Berechtigung die Wachstumsreaktion als bloße Begleiterscheinung betrachten. Die gleiche Wachstumsreaktion wie nach allseitiger Reizung tritt aber auch nach der Einwirkung von längs angreifenden Kräften auf. Wenn hier allfällige Nutationen während der Reizung eine leichte tropistische Induktion hervorrufen würden und diese erst die Wachstumsreaktion zur Folge hätte, so müßte diese, abgesehen von geringerer Stärke, auch den

Charakter der Wachstumskurven bei tropistischer Bewegung tragen. Da sie aber einen typisch davon verschiedenen Verlauf nimmt, so kann wohl von einer tropistischen Wirkung nicht die Rede sein, die Wachstumsänderung erscheint hier getrennt von jedem Krümmungsbestreben. Damit ist aber ihre Unabhängigkeit von einseitig, d. h. tropistisch wirksamen Reizen erwiesen. Wir haben somit in der Wachstumsreaktion auf längswirkende Massenimpulse einen Beweis für die Berechtigung der Auffassung, daß die Wachstumsreaktion die grundlegende Erscheinung, nicht nur den Mechanismus der geotropischen Krümmug repräsentiert. Sodann zeigt aber auch ihr Auftreten nach allseitiger Reizung, daß die tropistische Induktion dabei ohne Belang ist. Wäre diese ausschlaggebend, so müßten sich die Wachstumsreaktionen der einzelnen Längsstreifen genau so kompensieren, wie ihre Krümmungsbestrebungen oder zum mindesten stark abgeschwächt erscheinen. Da dies nicht der Fall ist, behalten auch diese Versuche ihre Beweiskraft.

6. Die Änderungen der Wachstumsgeschwindigkeit bei der Schwerewachstumsreaktion.

Nachdem uns im vorigen Abschmitt vorwiegend die Wellenform der Wachstumsreaktion beschäftigte, bleibt nun noch die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit zu besprechen, die sich in einer Beschleunigung oder Verzögerung äußert.

Ein einheitliches Resultat fand sich zunächst bei einseitig quer angreifenden Kräften. (Vgl. Tabelle 25 und 26.) Die Krümmungsbewegung ist — mit ganz wenigen Ausnahmen — von einer Wachstumsförderung begleitet, die auch in der 3. und 4. Stunde nach der Reizung noch sehr ausgeprägt ist. Bei Reizmengen von 10 und 20 g-Minuten kann sie in den ersten 2 Stunden auf über 100% ansteigen. Von der 5. Stunde ab ist ein deutlicher Rückgang zu verzeichnen: an

Stelle der Förderung tritt eine lang andauernde Wachstumshemmung, welche von diesem Zeitpunkte an den aufsteigenden Ast der großen Periode beherrscht. Genau dieselbe Gesamtwirkung hat die invers angreifende Schwerkraft (vgl. Tabelle 31) mit dem einzigen Unterschied, daß die Beschleunigungen der ersten 4 Stunden nur eine maximale Höhe von etwa 50% erreichen.

Die Rotation am Klinostaten mit allseitiger und antagonistischer Reizung (Tabelle 8, 13, 16) führte zu dem auffallenden Resultat, daß kurze Expositionen eine anfängliche Wachstumshemmung zur Folge hatten, längere dagegen eine Förderung. In den späteren Stunden scheint durchwegs eine Hemmung einzutreten. Die Grenze zwischen diesen beiden Reaktionsweisen liegt für allseitig quere Reizung bei etwas höherer Reizdauer, als wenn die Schwerkraft abwechselnd längs und quer angreift.

Etwas Analoges finden wir bei Einwirkung verschieden großer Schleuderkräfte in der Inversrichtung. Auch hier ist das Resultat verschieden je nach der Höhe der Kräfte, nur daß umgekehrt die größten Kräfte es sind, die eine Wachstumshemmung hervorrufen, während kleinere eine Förderung zur Folge haben.

Die Versuche mit längs normal angreifenden Fliehkräften ergaben eine wellenförmige Wachstumskurve ohne ausgeprägte Hemmung oder Förderung.

Als gemeinsames Ergebnis all dieser Versuche zeigt sich die Tendenz zu einer Wachstumshemmung in den späteren Stunden nach der Reizung, soweit Daten darüber vorliegen. Die ursprüngliche Wachstumsänderung geht in der Mehrzahl der Fälle nach bestimmter Zeit in ihr Gegenteil über; wir hatten diese nachträgliche Verzögerung als 2. Phase der Wachstumsreaktion angesprochen, speziell im Hinblick auf die Resultate der Inversreizung. Eine ähnliche Aufeinanderfolge von Wachstumsförderung und -hemmung oder umgekehrt, zeigt sich auch in der Lichtwachstumsreaktion.

Vogt konstatierte als Hauptresultat der Belichtung eine Wachstumsförderung, der erst später die bekannte Hemmung folgt. Sierp (1918, 1920) fand bei länger ausgedehnten Messungen ebenfalls, daß die wachstumshemmende Wirkung des Lichtes stets durch eine vorübergehende Förderung eingeleitet wird, und daß umgekehrt auch der Wachstumsförderung nach Verdunkelung eine Beschleunigung vorangeht. Der fördernde und der hemmende Faktor, aus deren Zusammenwirken er den Verlauf der großen Wachstumsperiode bei der Haferkoleoptile ableitet, sind also auch hier vorhanden und beherrschen offenbar, ähnlich wie bei der Wirkung von Licht und Temperatur, die Änderung der Wachstumsschnelligkeit. Es wäre interessant festzustellen, ob der Schwerereiz auch die Wachstumsdauer der Koleoptile beeinflußt und das Maximum der großen Periode in ähnlicher Weise verschiebt wie das Licht. Letzteres könnte auf Grund der fast ausnahmslos auftretenden Wachstumshemmung der späteren Stunden gefolgert werden. Ebenso ist zu vermuten, daß auch bei Dauerreizung die charakteristische Folge von Wachstumsförderung und -hemmung auftreten würde. Möglicherweise ist diese aber an die große Periode des Wachstums gebunden und nur als Ausdruck einer Gleichgewichtsverschiebung zwischen dem die Periode bedingenden, fördernden und hemmenden Faktor zu betrachten. Vergleichende Untersuchungen an andern Objekten müßten darüber Aufklärung bringen.

Daß bei früheren Untersuchungen, ausgenommen denjenigen über die Wirkung der Inverslage, kein Wachstumseffekt gefunden wurde, liegt einerseits zweifellos an den viel zu langen Messungsintervallen, durch welche die wellenförmigen Schwankungen des Wachstums nicht zur Beobachtung kamen. Anderseits wäre es wohl denkbar, daß bei Objekten mit weniger scharf ausgeprägter großer Periode Wachstumsförderung und -hemmung einander ungefähr kompensieren würden, so daß tatsächlich keine Änderung des Gesamtzuwachses aufträte. Jedenfalls lassen sich bei der verschiedenartigen Ge-

staltung der Wachstumsreaktion bei verschiedenen Objekten Einzelheiten der Ergebnisse nicht verallgemeinern.

Hierher gehört auch Giesenhagens (1901) Beobachtung, daß geotropisch gereizte Charawurzeln eine Wachstumshemmung zeigen und erst nach 3 bis 4 Stunden die ursprüngliche Wachstumsgeschwindigkeit wieder erreichen. Hier lägen also genau umgekehrte Verhältnisse vor wie bei der Haferkoleoptile: an Stelle der ungefähr 4stündigen Wachstumsförderung eine 3—4stündige Hemmung. Das läßt vermuten, daß die Schwerewachstumsreaktion bei positiv geotropischen Organen in entgegengesetztem Sinne verläuft wie bei negativ geotropischen. Die Frage bleibt noch näher zu untersuchen.

Die besonders starke Wachstumsförderung nach einseitiger Querreizung gegenüber allseitiger und antagonistischer Induktion ist wohl zu erklären aus der im vorigen Abschnitt erläuterten, verschiedenartigen Wirkungsweise dieser Reizungen: im einen Fall eine Summe ungleichförmiger bzw. antagonistischer Reize und einander durchkreuzender Einzelreaktionen; im andern Fall lauter gleichartige, einander verstärkende Impulse, die infolge ihrer Polarität die Wachstumsänderung noch ausgeprägter auftreten lassen. Dank der starken Ausschläge der Wachstumsreaktion kann auch eine größere Beschleunigung zustande kommen. Aus dem gleichen Grunde wird die allseitig gleichmäßige, ruhigere Wachstumsreaktion nach Inversreizung nur zu einer geringeren Wachstumsförderung führen.

Für die Unterschiede im Erfolg der verschieden langen Rotation am Klinostaten vermag ich einstweilen keine Erklärung zu geben. Wo größere Fliehkräfte, längs normal oder invers angreifend, eine Wachstumshemmung hervorrufen, sind neben der Möglichkeit einer Gegenreaktion vielleicht auch hemmende Wirkungen des Schleuderns zu berücksichtigen. Solche könnten auf Zustandsänderungen der Plasmakolloide in den reizempfindlichen Zellen infolge der Druckwirkung beruhen, wenn wir mit Grafe (1920) derartige Wirkungen bei der Reizperzeption in Rechnung ziehen wollen.

7. Bemerkungen zur Wirkung der Längskraft.

Die Untersuchungen von Riss über die hemmende Wirkung der Längskraft auf die geotropischen Vorgänge sind meines Wissens bisher noch nicht nachgeprüft worden. Der Verlauf der Schwerewachstumsreaktion müßte uns ein Mittel in die Hand geben, diesen Einfluß der Längskraft auf anderem Wege festzustellen. Denn wenn er sich in einer Hemmung der geotropischen Krümmung äußert, so muß selbstverständlich auch die zur Krümmung führende Geowachstumsreaktion mehr oder weniger stark beeinträchtigt erscheinen. Eine solche Hemmungswirkung sahen wir bereits bei größeren, längs normal angreifenden Schleuderkräften auftreten, ebenso beim Zusammenwirken von kleinen Fliehkräften mit allseitig angreifender Schwerkraft (S. 288). Etwas widersprechende Verhältnisse fanden wir bei den Schleuderversuchen mit quer einwirkenden Kräften. Gegenüber den geotropischen Versuchen war zwar eine geringere Wachstumsförderung festzustellen; aber die kleinste Beschleunigung ergab sich beim Schleudern um die horizontale Achse, also ohne Mitwirkung der Längskraft. Ich habe S. 268 darauf hingewiesen, daß bei horizontaler Achsenstellung durch die wechselnde Angriffsrichtung der einwirkenden Kraft eine ähnliche Reizwirkung zustande kommen muß wie bei der Drehung am Klinostaten, nur kombiniert mit tropistischer Wirkung. Wenn nun die Angriffsrichtung der Kraft zwischen zwei extremen Lagen hin- und herpendelt, so findet keine ganz streng einseitige Induktion statt. Wir haben auch hier einander zum Teil kreuzende und dadurch abschwächende Einzelreaktionen. Bei vertikaler Stellung der Achse dagegen wirkte die Kraft während der ganzen Dauer der Reizung in genau gleicher Richtung. Wenn durch die wechselnde Angriffsrichtung der Querkraft der Wachstumseffekt in ähnlichem Maße verringert würde, wie durch die Längskraft, so wäre das unerwartete Resultat der verschiedenen Schleuderversuche verständlich und würde der Annahme einer Hemmungswirkung der Längskraft nicht mehr widersprechen.

Die Frage der Längskraft führt uns weiter zum Problem

der Klinostatenwirkung. Bremekamp (1915) hat bereits aus der Hemmungswirkung der Längskraft gefolgert, daß Riss' Beobachtungen über die Wirkungslosigkeit eines allseitigen Schwerereizes auf die Empfindlichkeit gegenüber einem nachfolgenden einseitigen Reiz nicht richtig sein können. Wie seine Versuche gezeigt haben, ist die Reaktion auf den einseitigen Schwerereiz stärker, wenn ihm eine allseitige Reizung am Klinostaten vorangegangen ist, als wenn die Pflanze vorher in vertikaler Stellung der längswirkenden Schwerkraft ausgesetzt war. Damit steht das Auftreten einer Schwerewachstumsreaktion nach Rotation am Klinostaten in bestem Einklang. Diese bringt den Einfluß des allseitig gleichmäßigen Schwerereizes unmittelbar zum Ausdruck. Wenn auf dem Klinostaten Nachwirkungskrümmungen früher einsetzen und intensiver werden, so dürfte dabei dieser Einfluß, neben der Ausschaltung der geotropischen Gegeninduktion, eine Rolle spielen, da ja bei längerer Rotation die allseitig angreifende Schwerkraft zunächst im Sinne einer Wachstumsförderung wirkt. Dieser Umstand ist bei Verwendung des Klinostaten jedenfalls in Rechnung zu ziehen.

Wenn wir nach der Rotation am Klinostaten eine Wachstumsreaktion auftreten sehen, so liegen für die Entstehung derselben zwei Möglichkeiten vor: als Reiz kann entweder die allseitig quer angreifende Schwerkraft oder aber die Aufhebung der hemmenden Längskraft wirksam sein. Riss zieht aus ihren Versuchen mit intermittierender Reizung, bei denen ein Teil der Pflanzen in den Pausen am Klinostaten rotiert wurde, die Folgerung, daß die Aufhebung der Längskraft die Unterschiede in der Reaktionsstärke hervorruft, nicht die Rotation als solche. Noll (1892) dagegen faßte bereits bei seiner Diskussion der Klinostatenwirkung die Möglichkeit ins Auge, daß bei langsamer Rotation radiärer Organe eine allseitige Reaktion sich geltend machen kann. Ich bin bei der Bewertung der Klinostatenversuche von der Annahme ausgegangen, daß die allseitige Reizung Ursache der Wachstumsreaktion sei. Für die Ent-

scheidung dieser Frage möchte ich an die S. 288 besprochenen Schleuderversuche 23 bis 24a erinnern, bei denen eine Kraft von 1 (—1,6) g, bzw. 1 (—1,9) g in der Längsrichtung einwirkte, außerdem aber die abwechselnd längs und quer angreifende Schwerkraft. Hier haben wir den Fall, daß neben der Längskraft eine allseitig einwirkende Kraft zur Anwendung kam. (Wir sahen, daß der Wachstumseffekt kein prinzipiell verschiedener ist, ob die Rotation in der einen oder anderen Richtung erfolgt.) So kann für die hier auftretende Wachstumsreaktion einzig die allseitig angreifende Schwerkraft verantwortlich gemacht werden. Daß die auf die Basis der Koleoptile einwirkende Längskraft etwas höher als g war, kann bei dem geringen Unterschied nicht von Einfluß gewesen sein. Andererseits sahen wir, daß diese Reaktion schwächer ist als nach allseitiger Reizung ohne Mitwirkung der Längskraft. Daraus möchte ich schließen, daß wahrscheinlich beide Faktoren bei der Drehung am Klinostaten wirksam sind, die Aufhebung der hemmenden Längskraft sowohl wie die allseitig quer angreifende Schwerkraft. Doch bedürfen diese Versuche schon ihrer geringen Zahl wegen noch der Bestätigung durch weitere Beobachtungen.

8. Beziehungen zwischen Phototropismus und Geotropismus.

Zwischen der Schwerewachstumsreaktion und der Lichtwachstumsreaktion bei *Avena sativa*, wie sie sich aus Sierps Untersuchungen (1921) ergibt, herrscht eine erfreuliche Übereinstimmung. Von den beiden Komponenten derselben erscheint in beiden Fällen die Änderung des Zuwachses konstanter, die Wellenform erweist sich im einzelnen als sehr variabel. Bei den Versuchen mit längs normal einwirkenden Fliehkräften scheint auch bei der Schwerewachstumsreaktion der Fall realisiert, daß allein das wellenförmige Wachstum ohne deutliche Veränderung des Gesamtzuwachses auftritt.

Auf Grund der Wachstumsreaktionen erklärt sich nun ohne

weiteres die Summation von phototropischen und geotropischen Einzelreizen, die Bremekamp (1915) beschreibt. Da beide Erregungen zu einer Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit führen, so können diese beiden gleichartigen Reaktionen einander unmittelbar verstärken. Der wellenförmige Verlauf in beiden Fällen erleichtert auch die Vorstellung, warum die Addition der beiden Impulse in bestimmter Weise erfolgen muß. Bremekamp erreichte sie, indem er die beiden Reize in bestimmtem Abstand nacheinander einwirken ließ, während Rutten-Pekelharings Versuche mit gleichzeitiger Induktion resultatlos verlaufen waren. Die Summation kommt nur zustande, wenn die Höhepunkte beider Reaktionen zusammentreffen. Das bedeutet, daß die beiden Wachstumswellen in gleicher Phase zusammentreffen müssen, um sich zu summieren und nicht gegenseitig auszulöschen.

In derselben Weise wird die kreuzweise Beeinflussung von geotropischer bzw. phototropischer Reaktion durch allseitige phototropische bzw. geotropische Reizung (Clark, 1913; Bremekamp, 1915) verständlich als eine Summation von Wachstumserfolgen, ebenso die Kompensation von antagonistisch wirkenden Licht- und Massenimpulsen, wie sie Guttenberg (1908) und Sperlich (1915) erzielten.

Fragen wir nun, in welchem Umfang diese Ergebnisse Blaauws Theorie des Phototropismus zu bestätigen vermögen. Die Bedeutung der Wachstumsreaktion als primäre Reizreaktion erscheint außer Zweifel, ebenso ihre ungleichseitige Entwicklung nach tropistischer Reizung. Es ließe sich vielleicht sogar ein allgemeiner Zusammenhang zwischen ihrem Auftreten und dem Zustandekommen von Wachstumskrümmungen vermuten. Außer Sierps Feststellungen einer Wachstumsreaktion nach Stoßreiz und Einwirkung von Narkotika liegen Angaben von Bose (1917) vor, der mit Hilfe eines stark vergrößernden Crescographen gesetzmäßige Änderungen der Zuwachsgrößen nach den verschiedensten Reizungen tropistischer und nastischer Natur an ganz

verschiedenen Objekten beobachtete. Aber während sich beim Phototropismus die Ungleichseitigkeit der Wachstumsreaktion, die ja Bedingung der Krümmung ist, ungezwungen auf die ungleichen Energiemengen zurückführen läßt, welche die beiden Flanken des Organs empfangen, so versagt diese Erklärung beim Geotropismus. Hier handelt es sich nicht um verschiedene Energiemengen, die den antagonistischen Seiten zugeführt würden, sondern um eine veränderte Polarität gegenüber der Richtung einer konstanten, stetig wirkenden Kraft. Auf welche Weise dabei die ungleichen Wachstumsreaktionen der beiden Flanken zustande kommen, ist noch eine ungelöste Frage.

Die Erscheinung der Schwerewachstumsreaktion bildet deshalb wohl eine Stütze für Blaauw's Theorie, soweit diese die Wachstumsreaktion in ihrer Bedeutung als Grundlage der tropistischen Krümmung betrifft. Seine Auffassung der Entstehung der ungleichseitigeu Wachstumsreaktion aber läßt sich nicht auf den Geotropismus übertragen. Diese Frage hängt aufs engste mit derjenigen nach dem Zustandekommen der Wachstumsreaktion überhaupt zusammen, d. h. mit der Frage nach der Beeinflussung des Wachstums durch den Lagereiz, und weiterhin mit der Frage der Reizperzeption.

Auch dafür müssen beim Geotropismus andere Wege gesucht werden, als Blaauw sie für die Erklärung der Lichtperzeption eingeschlagen hat. Eine direkte Einwirkung der Schwerkraft auf die Wachstumsvorgänge, wie sie der direkten photochemischen Wirkung des Lichtes entsprechen würde, ist nicht denkbar. Zweifellos müssen sich noch eine Reihe von Zwischenprozessen einschieben. Die weitgehende Ähnlichkeit zwischen den beiden Erscheinungsreihen läßt aber doch vermuten, daß ihnen kein grundsätzlich verschiedener Modus der Reizperzeption zugrunde liege. Wir werden nach einer Erklärung für die Entstehung der Wachstumsreaktionen suchen müssen, die ihrem Auftreten nach verschiedenartigen Reizen gerecht werden könnte.

Auch Bose (1917) leitet die tropistischen Bewegungen, wie auch die nastischen, aus den Wachstumsreaktionen ab, aber in anderer Weise als Blaauw. Ein direkter, d. h. das reizempfindliche Gewebe direkt treffender Reiz soll eine Hemmung des Wachstums auslösen, ein indirekter, d. h. zugeleiteter Reiz eine Förderung. Da die Vorderseite eines einseitig belichteten Organs direkt gereizt wird, die Rückseite indirekt, so sollen antagonistische Wachstumsreaktionen auftreten, die zur Krümmung führen. Auch diese Auffassung läßt sich nicht auf den Geotropismus übertragen, da vom Lagereiz doch beide Flanken direkt getroffen werden. Außerdem ist dabei zu berücksichtigen, daß es sich bei Boses Messungen nur um wiederholte Stichproben der Wachstumsgeschwindigkeit handelt, die offenbar sehr exakt sind, aber kein zusammenhängendes Bild des Wachstumsverlaufs während einiger Stunden zu geben vermögen, was doch gerade wesentlich wäre. Soweit sich ersehen läßt, kommt nur der Anfang der Wachstumsreaktion zur Darstellung, wodurch die Dinge einfacher erscheinen, als sie in Wirklichkeit sein dürften. Immerhin wäre das Prinzip der direkten und indirekten Reizung, das Bose aufstellt, wohl einer näheren Prüfung wert.

---

9. Theoretisches zum Zustandekommen der Schwerewachstumsreaktion.

Die Frage, in welcher Weise die so weitgehend übereinstimmenden Licht- und Schwerewachstumsreaktionen zustande kommen, deckt sich mit der allgemeineren, wie die Einheitlichkeit der tropistischen Reaktionen zu erklären ist. In der Literatur finden sich verschiedene Betrachtungen, welche über das bisherige Auskunftsmittel des für die verschiedensten Reize empfindlichen Protoplasmas hinaus nach genauer faßbaren, physikalisch-chemischen Zusammenhängen forschen.

Bremekamp berücksichtigt in seiner Theorie des Phototropismus (1918) den Parallelismus zwischen geotropischen und phototropischen Prozessen. Seine Photo- und Geotroponen,

die kleinsten Teilchen, welche unter dem Einfluß von Licht und Schwerkraft eine tropistische Reaktion zustande bringen und infolge der Reizwirkung in den antagonistischen Hälften des Organs in ungleicher Anzahl auftreten sollen, können uns aber in der Frage nach der Entstehung einer Wachstumsreaktion nicht weiter führen.

Sehr beachtenswert sind Grafes Gedankengänge (1920). Er führt Reizempfindlichkeit und Erregungsleitung bei den Pflanzen auf Störungen des stationären Gleichgewichtes in den Zellen infolge von Quellungs- und Entquellungserscheinungen der Plasmakolloide zurück. Die Lokalisierung der Reizempfindlichkeit in der Wurzelspitze erklärt er durch den hohen Kolloidgehalt der plasmareichen embryonalen Zellen. Zustandsänderungen der Plasmakolloide infolge von Druckwirkungen sollen zur Erklärung der Geoperzeption herangezogen werden. Auf diesem Gebiet könnten vielleicht Analogien zu einer photochemischen Theorie der Lichtperzeption gesucht werden, da auch die chemisch wirksamen Strahlen gewisse Zustandsänderungen in dispersen Systemen (Koagulation von Eiweißstoffen) herbeizuführen vermögen.

Small hatte durch Messung des elektrischen Widerstandes an Wurzelspitzen von *Vicia Faba* (1917, 1918) gefunden, daß die Plasmapermeabilität bei geotropischer Exposition mit dem Sinus des Neigungswinkels wächst und knüpft an den daraus abgeleiteten Zusammenhang der elektrischen Leitfähigkeit mit der geotropischen Reaktion eine Theorie des Geotropismus (1920) an. Aus hypothetischen Potentialdifferenzen zwischen der Ober- und Unterseite der Zellen der reizbaren Region will er die Entstehung von Aktionsströmen wahrscheinlich machen, deren Richtung die ungleiche Reaktion der antagonistischen Flanken erklären soll. Die Fundierung dieser Theorie erscheint sehr wenig befriedigend. Trotzdem verdient vielleicht doch ihr Grundgedanke Beachtung. Denn nach Bose (1920) zeigt die Oberseite eines geotropisch gereizten Stengels eine mit dem Sinus des Neigungswinkels wachsende Veränderung

der elektrischen Leitfähigkeit. Ebenso ist das Auftreten elektrischer Ströme in Verbindung mit Variationsbewegungen bereits nachgewiesen

An elektrische Prozesse knüpft auch Stoppel (1920) an. Sie sieht in Beziehungen derselben zu verschiedenen physiologischen Vorgängen einen Gesichtspunkt, der letzten Endes eine einheitliche Auffassung aller Lebenserscheinungen ermöglichen könnte. Die Anwendung dieser Anschauung auf geotropische und phototropische Vorgänge, die von ihr kurz skizziert wird, scheint mir einen Weg zum Verständnis dieser beiden und eventuell auch weiterer Wachstumsreaktionen zu weisen. Hier kann es sich nur um den Versuch handeln, einige Richtlinien dafür zu zeichnen, in welcher Weise sich die Entstehung der Geowachstumsreaktion kausal verstehen ließe. Für die physikalisch-chemischen Fragen sind die zusammenfassenden Werke von Höber (1914), Eichwald und Fodor (1919), Bechhold (1920), Bernstein (1912) und Freundlich (1909) benutzt worden.

Wir haben in den Pflanzenzellen komplizierte Systeme vor uns, bei denen eine Reihe von Möglichkeiten für die Entstehung elektrischer Potentialdifferenzen gegeben sind. Solche können bedingt sein durch die im Zellsaft gelösten Elektrolyte, welche die Bildung von Kontaktelektrizität veranlassen, sei es durch Berührung zweier verschiedenartiger Elektrolyte, sei es durch ungleich starke Konzentration desselben Elektrolyten an verschiedenen Stellen der Zelle. Vor allem aber ist das Protoplasma Sitz von Potentialsprüngen und zwar in sehr ausgedehntem Maße infolge seiner riesigen Oberflächenentwicklung. Hier handelt es sich teils um ein Adsorptionspotential an den plasmatischen Grenzflächen infolge der ungleichen Adsorbierbarkeit verschiedener Ionen, teils ist es die Semipermeabilität der Plasmamembranen, die zu einer ungleichen Ionenverteilung führt. In allen diesen Fällen entsteht eine elektrische Doppelschicht infolge der elektrostatischen Kräfte zwischen den beiden Ionenarten, die eine vollständige

Trennung derselben verhindern. Da endlich feste Substanzen, wie auch fein verteilte schwer lösliche Stoffe, unter dem Einfluß von Elektrolyten gegenüber dem Wasser und anderen Flüssigkeiten ein bestimmtes Grenzpotential annehmen — nach Freundlich handelt es sich auch hier um ein Adsorptionspotential — so sind auch die Zelleinschlüsse, vor allem die Stärkekörner, als Träger einer bestimmten Ladung zu betrachten.

Werden nun diese elektrischen Doppelschichten mechanisch auseinander gerissen, so entstehen elektromotorische Kräfte, die mechanische Energie wird in elektrische umgewandelt. Jedes Sinken von Teilchen in einer Flüssigkeit ruft elektrische Ströme hervor. Dieser Fall tritt ein bei Lageänderungen des geotropisch reizbaren Organs. Alle im Protoplasma suspendierten Teilchen erleiden dabei eine Verschiebung. Es fragt sich nur, ob diese so groß ist, daß sie die elektrostatischen Kräfte zwischen den Doppelschichten zu überwinden vermag. Für die großkörnige Statolithenstärke dürfte dies wohl der Fall sein. Gerade die langsame Loslösung der Stärkekörner aus der plasmatischen Hautschicht, wie sie sich bei mikroskopischer Beobachtung zeigt (vgl. Zollikofer, 1918) könnte darauf hindeuten, daß dabei ein Widerstand überwunden wird, eben die elektrostatischen Anziehungskräfte zwischen den beiden Schichten. Die Bedeutung der Statolithenstärke läge dann darin, daß ihre Umlagerung Veranlassung zur Entstehung elektrischer Ströme gäbe. Außerdem wäre es wohl denkbar, daß infolge der veränderten Druckwirkung Entquellungserscheinungen in den Plasmakolloiden im Sinn von Grafes Anschauungen hinzukämen, welche ein weiteres Freiwerden von Ionenelektrizität herbeiführen würden. Das Auftreten elektrischer Ströme und der damit verbundene Ionentransport muß auf das chemische Gleichgewicht der Zelle von Einfluß sein. Weiterhin kann er durch Störung des elektrischen Gleichgewichts an den Plasmamembranen zur Entwicklung lokaler Membranströme führen, welche ihrerseits elektroosmotische Vorgänge zur Folge haben.

Durch solche Prozesse können die chemischen Umsetzungen bedingt sein, welche als Begleiterscheinungen der geotropischen Reaktion beobachtet worden sind. Es ist interessant, daß Schley (1920) in ihrer neuesten Untersuchung über die Vorgänge im geotropisch gereizten Sproß folgende Reihenfolge feststellt: 1. erhöhte Atmung, 2. erhöhte Azidität, 3. erhöhter Turgor, 4. Abnahme der Polysaccharide und Zunahme der hydrolisierbaren Zucker an der Konvexseite. Nathansohns Atmungstheorie (1919) könnte einen Fingerzeig geben, wie das Auftreten der erhöhten Atmung in diesem Zusammenhang zu verstehen ist. Nathansohn führt die Atmung der Pflanzen auf stenolytische Wasserzersetzung an den semipermeablen Plasmamembranen mit Hilfe der Membranströme zurück, wobei der elektrolytisch erzeugte Sauerstoff als wirksames Agens für die Oxydation von Traubenzucker und verschiedenen Säuren auftritt, während der Luftsauerstoff nur den naszierenden Wasserstoff bindet. Wird nun durch die geotropische Reizung das physikalische Gleichgewicht in den Zellen gestört, so könnten die dadurch erzeugten elektrischen Ströme eine Erhöhung des oxydativen Stoffwechsels hervorrufen, wodurch die Atmungssteigerung als Anfangsglied der Reaktion erklärt wäre. Die Turgoränderung kann eine unmittelbare Folge der Veränderung des chemischen Gleichgewichts durch den Ionentransport sein. Sie kann aber auch hervorgerufen sein durch die Permeabilitätsänderung der Plasmamembranen, die ihrerseits beeinflußt werden durch die sie umspülenden Stoffe, so daß auch die Permeabilitätsänderungen mit der Ionenwanderung im Zusammenhang stehen können. Es hängt wohl mit der entgegengesetzten Reaktion von Wurzel und Sproß zusammen, daß in der geotropisch gereizten Wurzel die Permeabilität wächst (Small), im Stengel dagegen abnimmt (Schley). Diese Veränderungen des physikalisch-chemischen Gleichgewichts in den Zellen werden zweifellos einen Einfluß auf das Wachstum ausüben. Von Stålfelt (1919) ist auch bereits gezeigt worden, daß durch ganz schwache

elektrische Ströme die Zahl der Kernteilungen stark gesteigert wird. Es braucht nur ein lokales Auftreten dieser Erscheinungen angenommen zu werden, um das Zustandekommen einer ungleichseitigen Wachstumsänderung daraus abzuleiten. Es scheint nicht unmöglich, daß die Richtung eines Aktionsstromes dabei maßgebend sein könnte für die ungleiche Reaktion der beiden Flanken — die Permeabilität wächst nach Small an der Unterseite der geotropisch gereizten Wurzel stärker als an der Oberseite, während nach Bose (1920) nur die Oberseite eines horizontal gelegten Stengels eine geoelektrische Reaktion aufweist — nur dürfte der Aktionsstrom auf kompliziertere Weise zustande kommen, als es Small in seiner Theorie annimmt.

Es wäre interessant, von diesem Gesichtspunkt aus die bisher wenig beachteten Versuche von Piccard (1904) zu wiederholen, in denen er am Klinostaten durch die Anziehungs- oder Abstoßungskraft eines elektrischen Konduktors Wurzelkrümmungen in der Richtung der einwirkenden Kräfte erzielte. Sollte es sich bestätigen, daß ein geotropisch reizbares Organ tatsächlich in seiner Krümmungsrichtung durch elektrische Anziehungs- oder Abstoßungskräfte beeinflußt wird — Piccards Versuche sind zu wenig eindeutig, um die Frage zu entscheiden —, so könnte dies für einen Zusammenhang der Geoperzeption mit elektrischen Vorgängen in der Pflanze sprechen.

Was die Reizwirkung des Lichtes anbetrifft, so hat Stoppel bereits gezeigt, wie auch diese sich unter den gleichen Gesichtspunkt einordnen läßt. Hier sei nur noch auf die analoge Permeabilitätsänderung der Plasmamembranen durch Licht (Tröndle, 1910) wie durch Schwerkraft (Small, 1918) hingewiesen. Der innere Zusammenhang zwischen diesen Erscheinungen wäre gefunden, wenn sich auch die Reizwirkung des Lichts auf elektrische Prozesse zurückführen ließe. Die Permeabilitätserhöhung durch das Licht würde sich dann als Begleiterscheinung der Lichtwachstumsreaktion darstellen.

In der Frage der Wachstumsreaktionen spielt der periodische Wechsel von Beschleunigung und Verzöge-

rung des Wachstums eine so große Rolle, daß wir uns vor das weitere Problem gestellt sehen: wie kommt diese Periodizität zustande? Wir suchten die Schwankungen, welche die charakteristische Wellenform des Wachstums bedingen, zu verstehen aus dem Zusammenwirken der Wachstumsreaktionen der einzelnen Zonen. Das setzt voraus, daß jede Einzelreaktion sich darstellen würde als eine Wachstumswelle aus einem Wellenberg und einem Wellental, wie es sich tatsächlich aus den bisherigen Untersuchungen vermuten läßt. Van de Sande Bakhuyzen will diese Wellenform der Lichtwachstumsreaktion für eine einzelne Zone auf zwei entgegengesetzte Reaktionen zurückführen: die Wachstumshemmung wäre als Folge der Belichtung, die anschließende Beschleunigung als Folge der Wiederverdunkelung zu betrachten. Diese Erklärung versagt aber bei der Reaktion auf Dauerreizung, wo die Geradestreckung der oberen Zonen ohne Aufhebung des Reizes erfolgt.

Vielleicht könnten zum Verständnis dieser Periodizität in den Wachstumsreaktionen tiefer liegende Vorgänge herangezogen werden. Nach Fröhlich (1912) sind „bei allen Formen lebendiger Substanz die physikalischen Bedingungen für eine rhythmische Reizbeantwortung gegeben", und zwar ist „der Eigenrhythmus, mit dem eine lebende Substanz einen sie treffenden Reiz beantwortet, in erster Linie durch ihre Polarisierbarkeit bedingt". In gleicher Weise, wie eine Polarisationszelle unter bestimmten Bedingungen sich rhythmisch entladet, so sind nach Fröhlich auch in den Zellen des Organismus „Eigenschwingungen" zu vermuten auf Grund der dort auftretenden elektrischen Doppelschichten, sobald die lebendige Substanz elektrisch gereizt wird. Die Bildung solcher Doppelschichten an Membranen und das Auftreten von Membranströmen an denselben hat Bernstein in seiner Membrantheorie eingehend begründet. Auch die nur langsame Diffusion, welche Bedingung ist, um die Periodizität der Entladung hervortreten zu lassen, findet sich in der lebenden Zelle verwirklicht durch die Anwesenheit der Plasmakolloide. Alle diese

Voraussetzungen sind auch in der pflanzlichen Zelle gegeben. Wenn wir annehmen, daß der Schwerereiz in der oben angedeuteten Weise zur Entstehung elektrischer Ströme führen kann, so ist damit auch die Auslösung von „Eigenschwingungen" in den Zellen als prinzipiell möglich zu denken. Der Rhythmus in den kapillarelektrischen Erscheinungen müßte allerdings viel langsamer sein als in tierischen Zellen; bei den Unterschieden in der Erregungsleitung und Reaktionsgeschwindigkeit erscheint dies aber selbstverständlich.

Auch chemische Prozesse könnten an der Entstehung einer Periodizität beteiligt sein. Bredig (1908/09) hat auf die Analogie gewisser periodischer Reaktionen, wie die katalytische H_2O_2—Zersetzung an Quecksilberoberflächen, mit physiologischen Vorgängen hingewiesen und sucht den Zusammenhang in katalytischen Einflüssen mit periodischem Verlauf, die in beiden Erscheinungsreihen wirksam sein könnten. Solche Einflüsse könnten auch in den Pflanzenzellen auftreten und einem an sich kontinuierlich verlaufenden Prozeß einen rhythmischen Charakter erteilen.

All diese Gedankengänge sind einstweilen rein hypothetischer Natur und harren noch der Bestätigung durch weitere Forschungen. Sollte es gelingen, experimentell die Reaktion auf Schwere- und Lichtreiz zurückzuführen auf elektrische Vorgänge in den Zellen der reizempfindlichen Region, und weiterhin den Einfluß dieser elektrischen Prozesse auf das Wachstum nachzuweisen, so wäre der Ring geschlossen. Bis dahin ist aber noch ein weiter Weg. Jedenfalls würde die Zusammenfassung der Reizvorgänge unter eine elektrische Theorie der Lebenserscheinungen eine noch weitere Umformung des Reizbegriffes in mechanistischer Richtung nach sich ziehen.

Zusammenfassung.

Massenimpulse von der Stärke der Schwerkraft und von höherer Intensität rufen bei Haferkoleoptilen eine charakteristische Veränderung des Wachstums hervor. Diese Schwere-

wachstumsreaktion zeigt sich einerseits in einem Wellenförmigwerden des vorher gleichmäßigen Wachstums, anderseits in einer Steigerung der durchschnittlichen Wachstumsgeschwindigkeit, die später von einer länger andauernden Wachstumshemmung abgelöst zu werden scheint. Nur in bestimmten Fällen setzt sofort eine Hemmung ein. Die anfängliche Wachstumsförderung erstreckt sich über mindestens 4 Stunden. Die stärksten Schwankungen der Zuwachswerte treten in der 1. und 2. Stunde nach der Reizung auf und gehen dann in allmählich sich abflachende Wachstumswellen über. Die Größe der anfänglichen Wachstumsförderung wächst im allgemeinen mit zunehmender Reizmenge.

Sowohl eine kurze Rotation am Klinostaten, wie auch in der Längsachse des Organs angreifende Massenimpulse rufen eine Wachstumsreaktion hervor. Die nach Inversstellung auftretende Wachstumsänderung wird durch Anwendung größerer Schleuderkräfte (bis zu 150 g) nicht entsprechend verstärkt. Dagegen bewirken solche bei längs normaler Angriffsrichtung auch eine, wenn auch verhältnismäßig schwächere, Reaktion.

Die Wirkung der „Längskraft" zeigt sich im allgemeinen in einer Tendenz zur Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit und beim Zusammenwirken mit quer angreifenden Kräften in einer gewissen Abschwächung der Reaktion.

Die Schwerewachstumsreaktion nach Reizung mit einseitig quer zur Organachse einwirkenden Kräften steht in ihren einzelnen Phasen in engster Beziehung zu den Krümmungsbewegungen der Koleoptilenspitze. Die einzelnen Erhebungen der Wachstumskurve fallen mit den Phasen der Krümmung und Rückkrümmung zusammen, die Maxima der Zuwachsgrößen koinzidieren mit denjenigen der seitlichen Bewegung. Die Krümmungsbewegungen sind von kürzeren Perioden rein vertikalen Zuwachses unterbrochen, denen ein Minimum der Wachstumskurve entspricht. Die primäre Krümmungsbewegung verläuft rascher und ist von einer stärkeren Wachstumsbeschleunigung begleitet als die Rückkrümmung. Mit dem Er-

löschen der seitlichen Bewegung haben in der Regel die starken Wachstumsschwankungen ihr Ende erreicht.

Die Krümmung entsteht somit offenbar aus dem Zusammenwirken der zwei Komponenten der Schwerewachstumsreaktion, indem die Differenz der Wachstumsänderung an den beiden Flanken verstärkt wird durch Differenzen in der Phase der beiden Wachstumswellen.

Verschiedene Unterschiede im Verlauf der Geowachstumsreaktion nach verschiedenartiger Reizung lassen sich aus der Annahme erklären, daß sie sich aus den mehr oder minder unabhängigen Reaktionen der einzelnen Längsstreifen des Organs zusammensetzt. Da diese Einzelreaktionen bei längs (normal oder invers) angreifenden Kräften nicht tropistischer Natur sein können, so ist damit die Unabhängigkeit der Schwerewachstumsreaktion von tropistischen Einwirkungen erwiesen. Die Blauuwsche Auffassung der Wachstumsreaktion als des primären Vorgangs, der erst sekundär die tropistische Krümmung nach sich zieht, läßt sich ungezwungen auf den Geotropismus übertragen. Der Verlauf der Schwerewachstumsreaktion zeigt eine weitgehende Ähnlichkeit mit demjenigen der Lichtwachstumsreaktion bei Avena. Für die Entstehung der ungleichseitigen Wachstumsreaktion aber läßt sich im Rahmen von Blaauw's Theorie keine Erklärung geben.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im botanischen Laboratorium der Universität Utrecht ausgeführt. Ich möchte an dieser Stelle Herrn Professor Went, der mich auf die behandelte Frage aufmerksam machte, nochmals meinen herzlichen Dank aussprechen für das große Entgegenkommen, womit er mir die Hilfsmittel seines Instituts zur Verfügung stellte, und für sein reges Interesse an dieser Arbeit. Ebenso bin ich Herrn Professor Cohen und Fräulein Dr. Stoppel für ihre Winke hinsichtlich physikalisch-chemischer Literatur zu Dank verpflichtet.

Literatur.

Arisz, W. H., Untersuchungen über den Phototropismus. Rec. trav. bot. néerl. **12**, 1915.

Bach, H., Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **44**, 1907.

Bechhold, H., Die Kolloide in Biologie und Medizin. Dresden 1920.

Bernstein, J., Elektrobiologie. Braunschweig 1912.

Blaauw, A. H., Die Perzeption des Lichtes. Rec. trav. bot. néerl. **5**, 1909.

— Licht und Wachstum 1. Zeitschrift f. Bot. **6**, 1914.

— Licht und Wachstum 2. Zeitschr. f. Bot. **7**, 1915.

— Licht und Wachstum 3. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool, Deel **15**. 1, 1918.

Bose, J. C., Plant response as a means of physiological investigation. London 1906.

— Researches on Growth of Plants. Nature **105**, 1920.

Bose, J. C. and Das, G., Researches on Growth and Movement in Plants. Proc. Roy. Soc. London **90**, Ser. B, 1917.

Bredig, G., Elektrochemie und ihre Beziehungen zur Medizin. Zeitschr. f. Ärztl. Fortbildung **5/6**, 1908/09.

Bremekamp, C. E. B., On the mutual influence of phototropic and geotropic reactions in plants. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **17**, 1915.

— Theorie des Phototropismus. Rec. trav. bot. néerl. **15**, 1918.

Buder, J., Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **58**, 1919.

Clark, O. L., Über negativen Phototropismus bei Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. **5**, 1913.

Eichwald, E. und Fodor, A., Die physikalisch-chemischen Grundlagen der Biologie. Berlin 1919.

Elfving, F., Beitrag zur Kenntnis der Einwirkung der Schwerkraft auf Pflanzen. Sep. a. Act. Societ. Scient. Fennic. **12**, 1880.

Freundlich, H., Kapillarchemie. Leipzig 1909.

Fröhlich, F. W., Über die rhythmische Natur der Lebensvorgänge. Sammelreferat. Zeitschrift f. allg. Physiol. **13**, 1912.

Fröschel, P., Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit, Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 1., **117** und **118**, 1908 und 1909.

Giesenhagen, K., Über innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln von Chara. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **19**, 1901.

Giltay, E., Einige Betrachtungen und Versuche über Grundfragen beim Geotropismus der Wurzel. Zeitschr. f. Bot. **2**, 1910.

Grafe, V., Gedanken zur chemischen und physikalischen Analyse der Reizerscheinungen. Verhandl. d. zool.-bot. Ges. Wien, 1920.

v. Guttenberg, H., Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot. **45**, 1908.

Hering, G., Untersuchungen über das Wachstum invers gestellter Pflanzenorgane. Jahrb. f. wiss. Bot. **40**, 1904.

Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1914.

Lundegårdh, H., Über Beziehungen zwischen Reizgröße und Reaktion bei der geotropischen Bewegung und über den Autotropismus. Bot. Notiser 1918.

— Die Bedeutung der Lichtrichtung für den Phototropismus. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **37**, 1919.

— Die Beziehungen zwischen der Lichtwachstumsreaktion und dem Phototropismus. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **39**, 1921.

Luxburg, Graf H., Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropistischen Bewegung. Jahrb. f. wiss. Bot. **41**, 1905.

Maillefer, A., Etude sur le Géotropisme. Bull. Soc. vaud. sciences nat. **45**, 1909.

— Etude sur la Réaktion géotropique. Bull. Soc.vaud. sciences nat. **46**, 1910.

Nathansohn, A., Die physiologische Verbrennung als elektrolytischer Oxydationsprozeß. Die Naturwissenschaften **7**, 1919, S. 909.

Noll, F., Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen der Pflanzen zugrunde liegen. Arb. Bot. Inst. Würzburg **3**, 1888.

— Über heterogene Induktion. Leipzig 1892.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Leipzig 1904.

Piccard, A., Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Bot. **40**, 1904.

Polowzow, W., Untersuchungen über Reizerscheinungen bei den Pflanzen. Jena 1909.

Raciborski, M., Morphogenetische Versuche. Flora **87**, 1900.

Richter, J., Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Flora **78** A, 1894.

Riss, M. M., Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot. **53**, 1914.

Rutgers, A. A. L., The influence of temperature on the geotropic presentation-time. Rec. trav. bot. néerl. **9**, 1912.

Rutten-Pekelharing, C. J., Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Rec. trav. bot. néerl. **7**, 1910.

Sachs, I., Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Ges. Abhandl. **2**, 1873.

van de Sande Bakhuyzen, H. L., Analyse der fototropische stemmingsverschijnselen. Diss. Utrecht 1920.

Schley, E. O., Geo-Presentation and Geo-Reaction. Bot. Gaz. **70**, 1920.

Schwarz, F., Der Einfluß der Schwerkraft auf das Längenwachstum der Pflanzen. Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen. **1**, 1881.

Sierp, H., Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. **10**, 1918.

— Über den Einfluß geringer Lichtmengen auf die Zuwachsbewegung der Koleoptile von Avena sativa. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **37**, 1919.

— Untersuchungen über die große Wachstumsperiode. Biol. Centralbl. **40**, 1920.

— Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen bei der Koleoptile von Avena sativa und ihr Zusammenhang mit den phototropischen Krümmungen. Zeitschr. f. Bot. **13**, 1921.

Small, J., Geotropism and the Weber-Fechner Law. Annals of Bot. **31**, 1917.

— Changes of Electrical Conductivity under Geotropic Stimulation. Proc. Royal Soc. London, Ser. B. **40**, 1918.

— A Theory of Geotropism. The New Phytologist **19**, 1920.

Sperlich, A., Gesetzmäßigkeiten im kompensierenden Verhalten parallel und gegensinnig wirkender Licht- und Massenimpulse. Jahrb. f. wiss. Bot. **56**, 1915.

Stålfelt, M. G., Über die Schwankungen in der Zellteilungsfrequenz bei den Wurzeln von Pisum sativum. Svensk Bot. Tidskrift. **13**, 1919.

Stoppel, R., Die Pflanze in ihrer Beziehung zur atmosphärischen Elektrizität. Zeitschr. f. Bot. **12**, 1920.

Talma, E. G. C., The Relation between Temperature and Growth iu the Roots of Lepidium Sativum. Rec. trav. bot. néerl. **15**, 1918.

Tröndle, A., Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. **48**, 1910.

— Untersuchungen über die geotropische Reaktionszeit und über die Anwendung variationsstatistischer Methoden in der Reizphysiologie. Neue Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges. **51**, 1915.

Vöchting, H., Über Spitze und Basis an den Pflanzenorganen. Bot. Zeitg. **38**, 1880.

Vogt, E., Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. **7**, 1915.

Zollikofer, C., Über die Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität. Beitr. z. allg. Bot. **1**, 1918.

— Über die tropistische Wirkung von rotem Licht auf Dunkelpflanzen von Avena sativa. Zittingsversl. Kon. Akad. Wetenschappen Amsterdam. Deel **29**, 1920.

Inhalt.

Seite

1. Einleitung 237
2. Material und Versuchsanstellung 241
3. Der Verlauf des Wachstums unter den gegebenen Bedingungen 247
4. Versuche mit Schwerkraft- und Zentrifugalkraftreizen 252
   A) Querangreifende Kräfte 253
      a) Allseitige Reizung am Klinostaten 253
      b) Reizung am Klinostaten mit abwechselnd längs und quer angreifender Kraft 261
      c) Antagonistisch geotropische Reizung am intermittierenden Klinostaten 265
      d) Reizung mit einseitig quer angreifenden Kräften 266
   B) Längs angreifende Kräfte 277
      a) Reizung in der Inversstellung 277
      b) Reizung mit invers angreifenden Zentrifugalkräften 281
5. Der Verlauf der Schwerewachstumsreaktion und das Zustandekommen der Krümmung 288
6. Die Änderungen der Wachstumsgeschwindigkeit bei der Schwerewachstumsreaktion 297
7. Bemerkungen zur Wirkung der Längskraft 301
8. Beziehungen zwischen Phototropismus und Geotropismus 303
9. Theoretisches zum Zustandekommen der Schwerewachstumsreaktion. 306
   Zusammenfassung 313
   Literatur 316

Über das mechanische System in den Stengeln der Gramineen

von

H. W. M. ROELANTS.

Ebenso wie der größere Teil der oberirdischen Organe, müssen auch die Gramineenstengel eine Biegungsfestigkeit besitzen.

Die Anordnung der Stützelemente ist dem gewöhnlichen Prinzip gemäß, d. h. sie befinden sich hauptsächlich an der Peripherie des Stengels. Bei diesem Befestigungssystem gibt es aber so viele Variationen, daß Schwenderer allein bei den Monokotylen, nicht weniger als achtundzwanzig verschiedene Typen unterschied.

In den Stengeln von etwa hundert indigenen Gramineen fand ich:

1. den subkortikalen Bastring durch einige Schichten Parenchymzellen von der Epidermis getrennt. Dieses System findet man bei *Briza media.*

2. den subepidermalen Bastring. Dieser liegt unmittelbar an der Epidermis, während die Gefäßbündel zum Teil in dem Ring liegen und zum Teil sich an die Innenseite des Ringes anlehnen. Diesen Typus trifft man u. a. bei *Phleum arenarium* an.

3. die subepidermalen Rippen, wobei jede Rippe in der Regel ein Gefäßbündel teilweise umschließt. Bei diesem Typus können zwei Möglichkeiten eintreten und zwar:

Die subepidermalen Rippen liegen allen Gefäßbündeln gegenüber, was man bei *Alopecurus geniculatus, Alopecurus bulbosus, Phalaris canariensis* und *Anthoxanthum odoratum* findet oder:

Die subepidermalen Rippen befinden sich einer bestimmten Kategorie von Gefäßbündeln gegenüber, während die übrigen Mestombündel frei in dem Parenchym der Stengelwand liegen. Beispiele einer derartigen Anordnung der Stützelemente findet man u. a. bei *Alopecurus fulvus* und bei *Milium effusum*.

Schließlich und am häufigsten tritt aber die Kombination der sub 1 und 3 erwähnten Typen auf, nämlich:

4. Der subkortikale Bastring verstärkt durch subepidermale Rippen. Auch in diesem System findet man einige Modifikationen, je nachdem zwei oder drei Gefäßbündelkategorien anwesend sind und je nachdem die Rippen allen Gefäßbündeln oder bloß einigen gegenüber liegen. Der erste Typus, bei dem die Rippen allen Gefäßbündeln gegenüber liegen, kommt u. a. vor bei *Avena pubescens*, *Brachypodium pinnatum* und *silvaticum*, *Cynodon Dactylon*, *Panicum sanguinale*, *Setaria verticillata* und *Hordeum murinum*.

Den zweitenTypus, bei dem die Rippen den großen Gefäßbündeln gegenüber liegen, findet man bei *Bromus commutatus*, während man den dritten Typus, bei dem die Rippen den kleinen Gefäßbündeln gegenüber liegen, bei *Dactylis glomerata* antrifft.

Als Beispiel eines vierten Typus, bei dem drei Kategorien von Gefäßbündeln vorkommen und die Rippen den kleinsten derselben gegenüber liegen, nenne ich *Phragmites communis*.

Alle Beispiele, die hier erwähnt werden, gelten nur für Stengelquerschnitte in einer bestimmten Entfernung unterhalb der Ähre. Querschnitte durch andere Teile des Stengels weisen ganz abweichende Typen und Systeme auf.

Ich will mit den Veränderungen des Stützsystems in den Stengeln der *Avena sativa* anfangen.

Das Material dazu war im Sommer 1917 gesammelt auf Texel, bei „de Harskamp", in Putten (G.) und in Lent bei Nimwegen. Als Vergleichungsmaterial dienten mir Halme, die 1902 in der Nähe von Hilversum gesammelt worden waren.

I. Oberstes Internodium. Länge 387 mm. Geschnitten von der Basis nach der Spitze.

Querschnitt 1; auf 386 mm unterhalb der Ähre.	Von Stützelementen ist keine Spur zu entdecken.
Querschnitt 2; auf 370 mm unterhalb der Ähre.	Das Parenchym unter der Epidermis ist etwas dicker geworden.
Querschnitt 3; auf 320 mm unterhalb der Ähre.	Es ist ein deutlicher, subepidermaler Bastring zu erkennen.
Querschnitt 4; auf 310 mm unterhalb der Ähre.	Den kleineren Gefäßbündeln gegenüber treten je zwei und zwei mit Parenchym gefüllte Stellen auf, als Andeutung von Rippen diesen Gefäßbündeln gegenüber.
Querschnitt 5; auf 90 mm unterhalb der Ähre.	Die Parenchymgruppen im Bastring werden größer, die Rippen schlanker.
Querschnitt 6; auf 60 mm unterhalb der Ähre.	Einige Rippen, welche den größeren Gefäßbündeln gegenüber liegen, fangen durch Ausdehnung der Parenchymgruppen zu verschwinden an. Dieses Bild behauptet sich weiter durch das ganze Internodium.

II. Zweites Internodium. Länge 225 mm. Geschnitten von der Basis nach der Spitze.

Querschnitt 1; auf 220 mm vom obern Ende.	Dünner, subepidermaler Bastring.
Querschnitt 2; auf 100 mm vom obern Ende.	Es tritt eine Andeutung auf von Rippen, welche allen Gefäßbündeln gegenüber liegen.
Querschnitt 3; auf 25 mm vom obern Ende.	Die Rippen gegenüber allen Gefäßbündeln sind deutlich

	entwickelt. Dieser Typus behauptet sich in dem übrigen Teil des Internodiums.

III. Drittes Internodium. Länge 164 mm. Geschnitten von der Basis nach der Spitze.

Querschnitt 1; auf 160 mm vom obern Ende.	Es erscheint ein subepidermaler Bastring.
Querschnitt 2; auf 100 mm vom obern Ende.	Schwache Andeutung von allen Gefäßbündeln opponierenden Rippen treten auf.
Querschnitt 3; auf 10 mm vom obern Ende.	Das Bild wird deutlicher.

Den Verlauf in den übrigen Internodien werde ich hier nicht weiter verfolgen.

Alle Stengel der *Avena sativa*, die ich untersuchte, wiesen die Veränderung in der Anordnung der Stützelemente in gleichem Maße auf, gleichviel aus welcher Gegend unseres Landes die Pflanzen herrührten, gleichviel ob sie im Jahre 1902 oder im Jahre 1917 gesammelt worden waren, gleichviel ob die Länge des Stengels 543 oder 1041 mm betrug.

Ich glaube daher dazu berechtigt zu sein, die Veränderung, welche die Anordnung der Stützelemente in dem Stengel der Gramineen erleidet, als eine konstante Erscheinung betrachten zu dürfen.

Eine weitere Bestätigung des vorhergehenden fand ich, als ich einen Stengel der *Phalaris canariensis* studierte, der im Jahre 1803 gesammelt war und in welchem der Verlauf der Veränderung vollständig übereinstimmte mit dem Verlauf, der für den heutigen *Phalaris canariensis* typisch ist.

Nach diesem Resultat lag es natürlich auf der Hand, daß ich auch einige Gramineen mit einem andern Endtypus untersuchte.

Davon bringe ich folgende zur Sprache:

1. *Phleum arenarium.*

Länge der Internodien, mit dem untersten anzufangen: 65, 55, 8, 30 und 65 mm.

In dem untersten Internodium findet man einen subepidermalen Ring, der ziemlich dünn ist und sich durch das ganze Internodium behauptet. In höher gelegenen Internodien wird er dicker und fester. Er behauptet sich weiter in dem ganzen Stengel.

2. *Secale cereale.*

Länge der Internodien, wieder unten anzufangen: 10, 18, 32, 73, 163, 251 mm.

Das unterste Internodium weist über die ganze Länge einen subkortikalen Bastring auf in geringer Entfernung von der Epidermis.

In dem zweiten Internodium nähert sich der Ring der Epidermis immer mehr und lehnt sich schließlich an dieselbe an.

Am oberen Ende des Internodiums treten stellenweise schon Andeutungen von Rippen auf.

In dem dritten Internodium wiederholt sich der Verlauf, doch ist das Endbild deutlicher.

Das vierte Internodium weist eine ähnliche Veränderung auf als die vorhergehenden, doch am Ende sind Bastring und Rippen deutlich zu erkennen. Zwar liegen auch noch einige Rippen Stellen gegenüber, wo sich keine Gefäßbündel befinden, aber die typische Form der *Secale cereale* läßt sich schon deutlich erkennen.

In dem fünften Internodium verschwinden die überflüssigen Rippen zum größten Teil, aber das vollkommene Bild findet man erst am Ende und weiter auch im sechsten Internodium.

In diesem letzten verschwinden an einigen Stellen die Rippen wieder.

3. *Holcus lanatus.*

Länge der Internodien, beim untersten anzufangen: 8, 17, 36, 28, 75 und 98 mm.

Das unterste Internodium weist über die ganze Länge einen subkortikalen Bastring auf, der durch 5 bis 6 Schichten Parenchymzellen von der Epidermis getrennt ist.

Das zweite Internodium gibt für die ganze Länge dasselbe Bild, jedoch der Ring nähert sich immer mehr der Epidermis.

Das dritte Internodium beginnt mit einem subkortikalen Ring, doch endet mit einem subepidermalen Stützring.

Das vierte Internodium beginnt mit einem subepidermalen Ring. Danach beginnen die Rippen sich zu differenzieren, so daß sich bald ein subkortikaler Ring mit subepidermalen Rippen gegenüber allen Gefäßbündeln vorfindet. Am Ende des vierten Internodiums verschwinden die den größten Gefäßbündeln gegenüber liegenden Rippen.

Das fünfte Internodium beginnt unten mit Ring und Rippen. Dann verschwinden die den größten Gefäßbündeln gegenüber liegenden Rippen, doch am Ende des Internodiums erscheinen dieselben wieder.

Das sechste Internodium weist über die ganze Länge einen subkortikalen Bastring auf mit Rippen gegenüber allen Gefäßbündeln.

4. *Phleum pratense.*

Länge der Internodien, mit dem untersten anzufangen: 10, 14, 52, 21, 50, 57 und 183 mm.

Das unterste Internodium weist einen subkortikalen Bastring auf. Es ist angefüllt mit Parenchym, in dem zerstreute Gefäßbündel liegen.

Das zweite und dritte Internodium sind genau wie das erste, aber gegen das Ende tritt der subepidermale Bastring auf.

Dasselbe geschieht in dem vierten und fünften Internodium.

Das sechste Internodium fängt an mit einem anliegenden Ring, durchläuft dann die verschiedenen Phasen, bis gegen das Ende der Ring und die Rippen da sind.

Das siebente Internodium weist bis zu einer Höhe von 60 mm einen subepidermalen Ring auf; von 60 bis 100 mm werden Ring und Rippen differenziert, doch von 100 bis 183 mm fangen die den großen Gefäßbündeln gegenüber liegenden Rippen an zu verschwinden, wodurch das vollkommene Bild entsteht.

5. *Poa nemoralis.*

Länge der Internodien, beim untersten anzufangen: 11, 16, 52, 80, 92, 89 und 192 mm.

Das unterste Internodium weist einen subkortikalen durch 2 bis 3 Schichten Parenchym von der Epidermis getrennten Bastring auf. Das zweite Internodium beginnt in derselben Weise, doch der Ring nähert sich allmählich der Epidermis und wird in dem obern Teil subepidermal. Das dritte Internodium wiederholt in dem untern Teil den Verlauf des zweiten Internodiums. Gegen das Ende treten allmählich Parenchymstellen auf, so daß die Rippen anfangen sich zu differenzieren.

Das vierte Internodium beginnt mit einem subepidermalen Ring. Dann entstehen allen Gefäßbündeln gegenüber Rippen, doch am Ende verschwinden die den kleinsten Mestomsträngen gegenüberliegenden Rippen.

Das fünfte Internodium beginnt mit einer Andeutung von Rippen und endet wie das vierte.

Das sechste wiederholt den Verlauf des fünften.

Das siebente fängt ebenso an, doch nach oben zu wird der Ring dünner, während auch die Rippen, welche der mittleren Kategorie von Gefäßbündeln gegenüberliegen, verschwinden.

Ganz oben verschwinden auch einige Rippen gegenüber den größten Gefäßbündeln.

6. *Dactylis glomerata.*

Länge der Internodien vom untersten an: 9, 11, 25, 75, 90 und 140 mm.

Das unterste Internodium weist über die ganze Länge einen subkortikalen Bastring auf.

In dem zweiten Internodium nähert sich dieser Ring immer mehr der Epidermis und wird in dem obern Teil dieses Internodiums subepidermal.

Das dritte Internodium weist über die ganze Länge einen subepidermalen Ring auf.

Das vierte fängt ebenso an, doch an der nach außen hinge-

kehrten Seite treten allmählich Parenchymstellen auf, eine Andeutung also der Rippen.

In dem fünften Internodium wird dieses deutlicher. Am Ende desselben beginnen die den größten Gefäßbündeln gegenüberliegenden Rippen zu verschwinden.

Das sechste Internodium zeigt über einen sehr kleinen Abstand die verschiedenen Stadien und hat oben einen subkortikalen Bastring mit Rippen, die den kleinsten Gefäßbündeln gegenüberliegen.

In dem Teil, welcher sich der Ähre zunächst befindet, sind über eine Länge von 5 mm alle Rippen verschwunden und tritt somit der subkortikale Bastring wieder auf.

7. *Phalaris canariensis.*

Länge der Internodien, vom untersten an: 55, 119, 75, 60 und 60 mm.

Das unterste Internodium fängt an mit einem subepidermalen Bastring und behält dieses Bild über die ganze Länge bei.

Das zweite Internodium fängt in derselben Weise an. Mehr nach oben treten Parenchymstellen auf, die an der Außenseite des Ringes, zu beiden Seiten der Gefäßbündel liegen. Eine Andeutung der Rippen also. Diese Rippen werden auch angedeutet an Stellen, wo sich keine Gefäßbündel befinden.

Das dritte Internodium weist denselben Verlauf auf, doch der Ring wird dünner und die überflüssigen Rippen verschwinden.

Das vierte Internodium beginnt mit einem deutlichen Ring und Rippen gegenüber allen Gefäßbündeln. Gegen das Ende dieses Internodiums wird der Ring sehr undeutlich.

Das fünfte Internodium hat ganz unten über eine Länge von 5 mm einen Ring und Rippen gegenüber allen Gefäßbündeln. Dies ist auch der Fall mit dem obern Teil über eine gleich lange Strecke. Der zwischen diesen beiden äußersten Enden liegende Teil des Internodiums weist ausschließlich den Typus der allen Gefäßbündeln gegenüberliegenden subepidermalen Rippen auf.

Wenn ich nun die Resultate dieser Beobachtungen zusammenfasse, so schließe ich daraus, daß bei der Veränderung der Anordnung der Stützelemente in den von mir untersuchten Stengeln 6 Stadien zu unterscheiden sind, und zwar:

1. den subkortikalen Bastring;
2. den subepidermalen Bastring;
3. den subepidermalen Bastring mit peripherischen Parenchymstellen;
4. dem subkortikalen Bastring mit subepidermalen Rippen, die allen Gefäßbündeln gegenüberliegen.
5. den subkortikalen Bastring mit subepidermalen Rippen, die einer bestimmten Kategorie von Gefäßbündeln gegenüberliegen.
6. die subepidermalen Rippen.

In jedem Gramineenstengel treten die verschiedenen Systeme in regelmäßiger Reihenfolge auf, und zwar in dem Sinne, daß in dem untersten Internodium der erste Typus dominiert, in dem zweiten der erste und das zweite usw.

Jedes Internodium wiederholt also über eine größere oder geringere Strecke die Veränderungen in dem Stützsystem des vorhergehenden Internodiums und erreicht erst danach einen folgenden Typus.

Der erste Gedanke, der bei einem Versuch zu einer Erklärung dieser Erscheinung auftaucht, mag sein, daß hier ein Utilitätsprinzip zugrunde liegt.

Wenn man in Betracht zieht, welche Leistungen an Biegungsfestigkeit dem ganzen Stengel und den einzelnen Internodien zugemutet werden, wird man zu dem Schluß kommen, daß sowohl für den Stengel als Ganzes, wie für jedes Internodium an und für sich, von den mehr nach unten gelegenen Teilen die größte Festigkeit gefordert wird.

Im allgemeinen entspricht dieses wohl den in Anwendung gebrachten Stützsystemen, denn in den untersten Teilen des Stengels und der einzelnen Internodien ist tatsächlich der sub-

epidermale Bastring fast immer anwesend, während die obersten Teile mit der schwächeren Kombination von subepidermalen Rippen ausgerüstet werden.

Dieser Auffassung gegenüber läßt sich aber die Tatsache feststellen, daß z. B. in einem Stengel der *Avena sativa* mit einer Länge von 1041 mm eine vollständig gleiche Verteilung der völlig gleichen Typen eines Stützsystems anwesend ist, wie in einem Stengel derselben Art, der nur eine Länge von 543 mm hat, also etwa um die Hälfte kürzer ist.

In diesem Fall hätte man doch, falls die verlangten Leistungen der nacheinanderfolgenden Stengelteile die Veranlassung zu der Entwicklung des an Ort und Stelle angewandten Stützsystems wären, leicht eine Modifizierung in dem langen und kurzen Stengel erwarten dürfen, da die erforderte Biegungsfestigkeit in den beiden Stengeln sehr verschieden ist.

Ein zweites Beispiel, aus dem hervorgehen kann, daß das Utilitätsprinzip keinen Einfluß hat, findet man bei *Phleum arenaria*.

Hier bleibt nämlich, trotzdem doch auch in ihren Stengeln eine Abnahme der Biegungsfestigkeit eintritt, der Typus des Stützsystems derselbe durch den ganzen Stengel.

Und zum Schluß der Stengel des *Holcus lanatus*!

Hier findet man in dem obersten Internodium einen subkortikalen Bastring mit Rippen gegenüber allen Gefäßbündeln während in dem darunter sich befindlichen gleichfalls ein subkortikaler Bastring vorkommt, jedoch nur mit Rippen gegenüber einer bestimmten Kategorie von Gefäßbündeln.

Holcus lanatus weist also an dem Teil des Stengels, der eine geringere Biegungsfestigkeit haben soll, ein stärkeres Stützsystem auf als an dem Stengelteil, der größere Festigkeit verlangt.

Auf Grund dieser meiner Beobachtungen behaupte ich denn auch, daß die Veränderung in den Stützsystemen unabhängig ist von irgend welchen Utilitätsprinzip.

Wenn wir schließlich die Endbilder der aufeinanderfolgenden Internodien vergleichen mit der Reihenfolge der Systeme in dem obersten Internodium, dann ergibt sich daraus, daß die Reihenfolge sowohl in dem Stengel wie in dem Internodium von unten nach oben, also morphologisch, dieselbe ist.

Betrachtet man die Frage aber von dem ontogenetischen Standpunkte aus, dann wird der Verlauf der angewendeten Stützsysteme in dem Stengel dem Verlauf der Systeme in dem letzten Internodium gerade entgegengesetzt.

Aus der Entwicklung eines Grashalmes ergibt sich ja, daß das unterste Internodium zuerst gebildet, also das älteste ist, das oberste dagegen das jüngste.

In den Internodien tritt aber infolge des interkalaren Wachstums, wodurch die obern und untern Enden der Internodien von unten an immer weiter auseinander gedrängt werden, eine entgegengesetzte Richtung des Wachstums auf als wie im Stengel; mit andern Worten: in den Internodien ist der untere Teil der jüngere, der obere Teil der ältere.

Wo also in dem Stengel die Reihenfolge der Stützsysteme regelmäßig von I bis VI verläuft, da geschieht dieses in den Internodien gerade umgekehrt, also von VI bis I, woraus hervorgeht, daß ontogenetisch jüngere Gewebe (untere Enden der Internodien) sich zu ontogenetisch älteren Systemen differenzieren.

Hilversum, 1920.

SOMMAIRE.

Dr. Clara Zollikofer. Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Mit 5 Fig. im Text 237

H. W. M. Roelants. Über das mechanische System in den Stengeln der Gramineen 322

Druck von G. Kreysing in Leipzig.

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

publié par

la Société botanique néerlandaise et les
Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam
de Groningue et d'Utrecht et de l'Université
technique de Delft

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt,
Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XVIII. Livraison 4.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

A. Oosthoek * Utrecht * 1921

A. OOSTHOEK / Editeur / UTRECHT

HUGO DE VRIES
OPERA E PERIODICIS COLLATA

Sous ce titre un
RECUEIL DES MONOGRAPHIES SCIENTIFIQUES
du grand botaniste vient de paraître.

De Vries a fait tant de recherches sur toutes sortes de terrains que beaucoup de biologistes trouveront sans aucun doute dans cet ouvrage un grand nombre d'études qui les intéresseront.

Il va sans dire toutefois que deux catégories de recherches, où *de Vries* a fait œuvre de pionnier, occupent le premier plan: celles sur le turgor et la plasmolyse, qui ont puissamment contribué au développement de la chimie physique, pour autant que celle-ci s'occupe de la théorie des solutions, et celles qui se rapportent au problème de l'hérédité.

De Vries a été incontestablement un des premiers qui aient tâché de continuer l'oeuvre de Darwin, non pas en dressant des généalogies hypothétiques ou en se jetant dans des spéculations philosophiques, mais en faisant des recherches exactement expérimentales au moyen desquelles il comptait pouvoir approfondir les lois de l'hérédité et de la variabilité.

C'est en cela que consiste en tout premier lieu le haute valeur de tout ce que *de Vries* a produit dans les derniers temps.

Les biologistes et les médecins accueilleront sans doute avec joie la publication d'un recueil de ces études, pour la plupart écrites en langue française, anglaise et allemande et qui, parues en majeure partie dans un grand nombre de revues scientifiques, sont des à présent presque introuvables et souvent inaccessibles.

L'ouvrage est complet en 6 volumes, chacun de ± 580 pages, orné de 19 gravures en couleurs et d'un grand nombre de gravures en noir.

Le prix est pour l'ouvrage complet, relié en toile 50 florins.

Les volumes ne se vendent pas séparément.

L'éditeur

UTRECHT. A. OOSTHOEK.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

The origin of the vascular structure in the genus Botrychium; with notes on the general anatomy

by

L. G. M. BAAS-BECKING

from the Department of Botany, Stanford University, California

I. Introduction.

Stelar Theory.

Any investigation of the origin of the vascular structures of a plant necessitates nowadays a consideration of certain assumptions involved in the so-called stelar hypothesis. These assumptions are based upon the theory of Ph. van Tieghem (32), but have been much modified and elaborated during the past three decades.

The original hypothesis of van Tieghem however, has become an axiom for most recent investigators, and nowadays nearly every publication begins with the tacit assumption of the validity of the stelar theory. Because of the large range of variation in the vascular structures in the *Pteridophytes*, the investigators have confined their attention chiefly to these plants.

Ontogeny.

A study of the young sporeling of different ferns has been undertaken in connection with the stelar theory, but most of the investigators were a priori convinced of the applicability of this hypothesis (exceptions, Campbell (9), Brebner (5), West (42)), and did not study therefore the origin of the vas-

cular system, because they considered the stele as a structure sui generis. In some recent work (Thompson (57), Cribbs (12)), the attention of the investigator is diverted chiefly to the theory of recapitalution. Thompson (37) finds that the „sum of available ontogenetic evidence is small." Jeffrey (20) remarks that „the sceletal structure of vascular plants has in the past been used for phylogenetic purposes to a much smaller extent than that of the higher animals." Probably this is one of the chief causes for the monopoly of the stelar theory at the present time. The embryological evidence is mainly in favor of the phytonic view. It is because of the phytonic facts observed in the embryo of *Lycopodium cernuum* by Treub (38) and in *Phylloglossum drummondi* that Bower (3) writes; that „early embryological detail is an insecure guide for purposes of comparison."

This statement will become clear to us when we keep in mind that the theory of the strobilus, as advocated by Bower may be considered as embodying the *morphological* expression of the stelar axioms.

It is remarkable that in the great number of investigations carried out in this connection — from the time of Leclerc du Sablon (23) up to the recent work of Cribbs (12), there are very scanty data either supporting or opposing the stelar axiom. This is, in our opinion, due to the employment of inadequate methods already used by van Tieghem in the description of the stele. Van Tieghem speaks about parts of the stele which „se rompent" or „se reploient". Recent authors speak about the leaf trace departs" or „the leaf trace joins" according to the sequence in which they examined their slides. Consciously or unconsciously they look at these terms as expressing the real course of the ontogeny. A structure is described always from top to bottom or from bottom to top; the real trend of development being in many directions.

The results of Campbell (9) on the development of *Eusporangiate ferns* seem to indicate, however, that other con-

clusions may be reached where more accurate methods are employed.

Bower (3) remarks that „from a theoretical point of view the existence of cauline vascular tracts is important, for it accentuates the axis as something more than a mere basis for insertion of leaves." Bundles which are unmistakably cauline do occur in the *Marattiaceae* (commissural strands), but these structures arise late in the ontogeny (in *Danaea alata* after the development of the sixth leaf). Before this time there is no real stele (West 41 and 42). The cauline bundle is here a secondary structure, and this fact establishes the stem as a secondary derivative of leaves and roots.

De Bary (1) states that in the young seedlings of all the investigated forms of fern-like plants, the bundle system of the stem is a *sympodium of leaf traces.*

The "pericaulom" of Potonié (26) and the ideas of Delpino are the morphological expression of these phytonic views. Schoute is of the opinion (28) „daß diese Theorie sich noch nicht über den Rang eines genialen Gedankens erhoben hat, und daß von einer wissenschaftlichen Begründung derselben auch nicht die leisesten Spuren vorhanden sind; deshalb ist von dieser Seite auch kaum ein ernsthafter Angriff auf die Stelartheorie zu befürchten". In this connection it will be of some interest to cite Campbell (9) "The theory that there is a special stele belonging to the stem, of which the leaf traces and the root traces are subsidiary structures, is not borne out by a detailed study of the evolution of the vascular system in either the *Marattiaceae* or *Ophioglossaceae*".

Medullation and Endodermis.

Recent investigators emphasize the question of the origin of the intrastelar pith and internal endodermis. There is evidence that these two problems are over-estimated. The vestigial tracheids in the pith; the internal endodermis may be just examples of the anomalous distribution of Caspary layers and

tracheids in the parenchyma. Duval-Jouve (14) and other authors found separate tracheids in the parenchyma of leaves (*Nepenthes, Salicornia*); while the occurrence of a Caspary layer in a secondary cork tissue is known (Tieghem, 1891). In the second place the "outer" Caspary layer in the ferns seems to be formed from the same meristematic cell as the pericycle and the phloem! Many inaccuracies have been committed in the use of the word endodermis. English and American authors seem to mean by this word the German „Schutzscheide"; while the other form of endodermis, the „Stärkescheide" occurs much more frequently. It is probably due to this fact that often the endodermis is said to be absent.

Too much importance has been attached to the questions concerning this endodermis and the internal pith. As Bower has pointed out, the internal pith may be caused by abundant nutrition.

Statement of Problem.

The question of the pith is of secondary importance as we are by no means certain that the stelar theory will hold in its rigid form. In fact, embryologic evidence, gained in the last ten years, seems to suggest the phytonic explanation rather than the stelar. Our general statements, however, will be confined to the *Eusporangiate ferns*, because these forms are the best known in embryological detail. The work of Campbell (9), Jeffrey (19), Lyon (24), and Farmer and Hill (15) gives us a fairly complete picture of the general development of the group. It seemed desirable, however, in connection with the views expressed in this chapter to investigate the formation of the young vascular structure in one particular genus of this group; *Botrychium*. The unusual facilities of Dr. Campbells laboratory, both as to material and advice, enabled me to carry out this research.

II. Material and methods.

Through the courtesy of Dr. H. L. Lyon, Dr. D. H. Campbell came into the possession of valuable material of both prothallia and various developmental stages of *B. obliquum* of the "*Ternatum*" group; *B. simplex*; *B. neglectum* of the Subgenus *Eubotrychium*; and of *B. virginianum* of the "*Osmundopteris*" group. All apparently preserved in 96% alcohol. The material was collected several years ago in Minnesota. In addition a nature plant of *B. silaeifoluim*, collected in California, was investigated. Of this plant the root structure, petiole and development of the stelar structures in the bud were studied. Eight young plants of each of the other four species were sectioned. By means of the paraffine method, sections of 10 μ were obtained. Following a suggestion of Dr. Campbell 1% aqueous Bismarck brown (Vesuvin) was used as a stain for 15—20 minutes after which the sections were counterstained with 1% alcoholic safranin during 10 minutes. This method has many advantages for anatomical work. It is very persistent and especially adapted for microphotographical work.

The following number of plants were sectioned:

B. obliquum	8 plants
B. simplex	8 plants
B. neglectum	3 plants
B. virginianum	3 plants
B. silacifolium	1 plants.

The petiole of *B. lanuginosum* was also sectioned.

III. Botrychium obliquum.

The development of this remarkable form was, until recently, very incompletely known. The work of Lyon (24) showed that its embryology differed very much from that of other *Botrychia*.

Bower examined some of Lyon's slides and published a short account of the embryology of the form. A detailed embryological investigation of this form by Campbell is in press (11).

The majority of the young plants proves to be still attached to the prothallus (Fig. 1); two were already free (Fig. 2). The size varied from 1—20 mm. The developmental range was between those in which the second root (and fourth leaf) were making their appearance.

Fig 1.

Fig. 2.

Position of the Embryo in the Prothallus. The Suspensor.

According to Lyon (24), the position of the embryo is determined by the suspensor, which develops first and later gives rise to the embryo (See also Bower (3)). He gives a figure of the young sporophyte, in which the suspensor is immediately

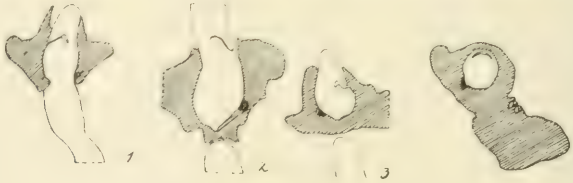


Fig. 3.

connected with the neck of the archegonium. The position of the suspensor, however, varies considerably in the plants investigated, as Fig. 3 shows.

In plant 4, which is represented by a transverse section, the position of the suspensor is almost as it is in Lyons microphotograph. In plant 1—3 the position is much lower. In these

plants there is no longer any evidence of an immediate connection between archegonia (which must occur on the upper ridge of the prothallus) and the suspensor. In the later stages of the development of the embryo, the place of the latter is changed by its attachment to the vigorously growing sporophyte. Plant 4, and the stage described by Lyon, represent very young stages in which the first root is still short and the second leaf not yet developed. Photograph I shows a young plant with the suspensor.

Fig. 4.

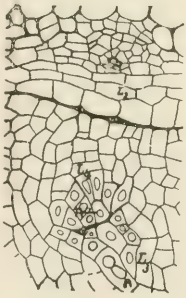


Fig. 5.

The next period of development is one in which the first root is very much elongated. The three plants which represent this stage all show a similar position of the suspensor attached at a much lower place. In all the cases examined, the root emerged from the lower surface, the cotyledon (a little later) from the upper surface of the prothallus.

There does not seem to be a definite relation between the suspensor and the position of the first leaf. In Lyon's photograph, the dorsal side of the leaf points towards the suspensor. This is also the case in plant 1 and 3, while in plant 2 the suspensor is apparently attached at the ventral side of the cotyledon. Plant 4 represents an intermediate stage.

We can conclude, therefore, that the suspensor has no influence on the position of the cotyledon, but that the place of the suspensor is determined more or less by the developmental stage of the sporophyte.

The first Root. The first Leaf.

Lyon finds a conspicuous apical cell. This was possible because of his very young material. As Bruchmann (7)

points out, it is very difficult to obtain strictly median sections of even a rather short root. The root was cut a little obliquely in most of the cases, so that the initials could not be made out satisfactorily. West (41) found that in the Marattiaceae the number of root initials depended on the bulk rather than on the age of the root. However, there is no question that in the case of *B. obliquum* as in *B. virginianum* and in *B. lunaria* the root initial consists of a single apical cell.

The development of the vascular bundle must begin at a very early stage. In all the cases examined, there was already an elaborate vascular system in the first root. In two plants the bundle appeared to be monarch (Fig. 6). The place of the proto xylem was, in these cases, not very clear. It is probably exarch. The irregular behavior of the proto xylem is a typical feature in *Botrychium* (Lang (22), and Campbell (9)). The proto phloem was very conspicuous by its shrunken cells which gave the appearance of being thick-walled. The xylem consisted of spiral tracheids without conspicuous pits; the phloem of cells with a dense protoplann, often with conspicuous nuclei. The endodermis was not easily distinguishable.

In the other five plants, the root was diarch, xylem and phloem alternating (Fig. 7). There was a pericycle about 2—3 layers thick and a very conspicuous endodermis. This is probably the normal condition. An older stage is represented by Fig. 8. The phloem tends to surround the xylem, which has become a solid mass. This is the condition of the stele immediately below the place where the leaf trace coalesces with the root trace (Fig. 9). The phloem surrounds the xylem entirely. The latter is medullated. According to Bower (4) this medullation in *Botrychium* is intrastelar and depends on the nourishment of the young plant. In *B. obliquum*, however, this is not the case. Medullation below the junction of leaf and root traces could never be found. The pith is not of intrastelar origin, but simply an inclusion of parenchyms between root trace and leaf trace. The leaf trace (fig. 10) is a collateral

structure, with both conspicuous xylem and phloem. The endodermis (as a Caspary layer), is absent, as it is always the case in *Botrychium*. The junction of root and leaf traces shows that the primary xylem of the leaf, which was situated at its ventral side, becomes the innermost part of the xylem, while

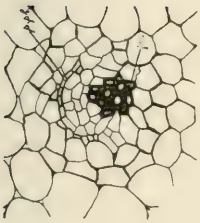


Fig. 6.

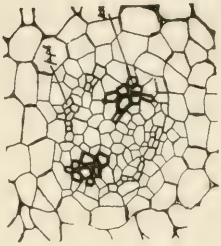


Fig. 7.

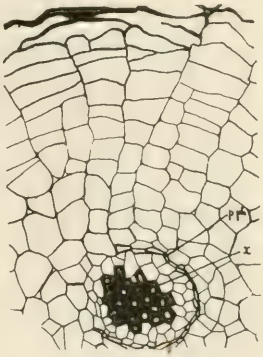


Fig. 8.

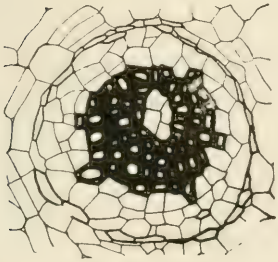


Fig. 9.

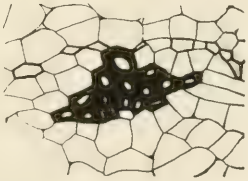


Fig. 10.

the protoxylem of the root is situated at the periphery. Hence the confusing statements as to the position of the protoxylem in the stem-stele. Lang (22), Bower (4).

At the place of transition between root and leaf, there occurs a cork cambium (Fig. 8), which develops after the young sporophyte has pushed through the prothallus and the second and third leaves make their appearance. The cambium is found at

the base of the colyledon. The position of this cambium is not fixed, as Poirault (25), van Tieghem (33), and Holle (18) have already pointed out for several other species of *Botrychium*. Beginning immediately under the epidermis, it proceeds centripetally. This cambium seems to serve a double purpose. Campbell (9), who investigated *B. virginianum*, sees in it a wound cork, formed at the base of the leaf before and after this is thrown off.

The fact that the cork is formed long before the leaf is thrown off seems to indicate that this cannot be the only cause. Perhaps the first periclinal divisions occur in response to the outside resistance of the prothallus. In that case these divisions would promote indirectly the liberation of the young sporophyte from the prothallial tissues.

Another cambium, or rather irregular cambial activity, occurs in the pericycle (Fig. 9). Because the pericycle is in many *Botrychia* the place where the secondary xylem is formed, it would not be too bold a hypothesis to assume that the cambial activity in the xylem is an initial stage of the secondary growth of the stele.

The cotyledon pushes out from the upper surface of the prothallus at a later stage than the first root. It is a cone-shaped body, which surrounds the second leaf with a sheath. The sheath is open at the ventral side, thus forming two stipulae, as in *B. virginianum* (19). The cardinal difference with this form, however, lies in the position of the leaf-initial. In *B. virginianum* it is situated near the base of the cone-shaped cotyledon; in *B. obliquum* its place is at the top of the cone. In this connection *B. obliquum* holds an intermediate position between *B. lunaria* and *B. virginianum*.

It will be shown later, however, that notwithstanding the similarity in the position of leaf initials in *B. lunaria* and *B. obliquum*, there still exist important differences in the anatomy of the young bud.

The young Bud. The apical Cell.

As it was pointed out before, the stipular sheath of the cotyledon is open in front, in agreement with *B. virginianum.* The second leaf, however, surrounds the third with an entirely closed sheath. The breaking up of the sheath in two distinct stipula seems to occur at an older stage. The arrangement of the leaves in the bud can be seen in Photograph 2.

The plants investigated were too far advanced to find out its origin. The cell is very conspicuous and is shaped like a flattened, four-sided pyramid. The divisions occur chiefly in the two vertical planes which are situated at right angles with the plane of symmetry of the young sporophyte. The divisions occur alternately and probably at great intervals in time. The position of the apical cell is not the same as in other *Botrychia.* In *B. obliquum* it is situated at an angle of +60 degrees with the horizontal, while in other *Botrychia* its axis is practically vertical. The divisions of the apical cell are shown in transverse section in Fig. 5. The form of to the cell is more like that found in *Ophioglossum* than that in *Danaea.* A, the apical cell, has given off, in a preceding period, the group of cells to the left of L_3. This group is the beginning of the third leaf in which A is probably the (dividing) apical cell. At a still earlier period the apical cell has given off the group L_2, which is already a far advanced vascular bundle. Recently the apical cell has given off the group L_4, which will form the fourth leaf. The initials of the leaves are situated more or less at the leaf top (see Photograph 2). This is in sharp contrast with things as they are in *B. virginianum.* If we trace down the vascular bundle of the second leaf (Photograph 3), we find that it unites with the vascular bundle of the third leaf (if present) before joining the main bundle. The most remarkable faeture in the whole development, up to this stage, is the complete absence of a stele. The vascular tissue originates only by the coalescence of leaf traces and the original root trace.

The second Root.

In contrast to the subgenus *Eubotrychium*, *B. obliquum* develops its second root at a much later stage, — as the third leaf begins to develop. The position of this root is found to be the same in all the cases investigated. This position is a very peculiar one and has never been found in the *Ophioglossaceae*. It is, however, known to occur in the *Marattiaceae*, a fact that favors a closer relationship between the two groups. According to Campbell (9) the root in *Danaea* originates in the angle between the vascular bundles of the colyledon and the second leaf. The initials of the second root in *B. obliquum* are developed in a similar position. They occur, as four plants show, between the bundles of cotyledon and second leaf, very close to the apical cell. It is impossible to make out the origin of these initials as in this part of the root the endodermis has disappeared. The vascular system of the second root was not advanced enough to allow any conclusions as to its future. Probably it will unite with the trace of the second leaf. Photograph 3 shows a transverse section of the second root. A conspicuous apical cell is visible and a rather large calyptra surrounding it is also visible. A reconstruction of this plant is given in Fig. 4.

Conclusions.

Botrychium obliquum, and probably the other species of the subgenus *Phyllotrichium* differ from other representatives of the genus in the following aspects:

1. Instead of a foot, a conspicuous suspensor is developed.

2. This suspensor determines the position of the very young embryo; the root bores through the prothallus downward, the cotyledon upward. Campbell (9) remarks (p. 136): "The genus *Danaea* differs in the early division of the embryo from the other *Marattiaceae*. The egg cell after fertilization elongates in a way which closely resembles that found in *B. obliquum*. The primary hypobasal cell either divides no further or only

once and forms a short suspensor, so that all the organs of the young embryo, including the foot, are really of epibasal origin." In a later publication (10) Campbell established the presence of the suspensor in the embryo of *Macroglossum alidae*.

3. The late development and the position of the second root resemble closely the facts as they are in *Danaea*. Lyon remarks: "A study of the mature sporophyte of the ternatum species of *Botrychium* discloses unique characters which mark them as a natural group entitled to generic rank." This opinion seems to be entirely justified by the facts.

IV.

Another representative of the "*ternatum*" group, *B. silaeifolium*, was only available in the adult stage. This specimen was collected near Lake Tahoe, California, by Dr. Campbell and it possessed three full grown leaves 15—25 cm long and a fertile spike ±30 cm long. The elaborately developed root system was also well preserved (Fig. 11). Series of sections, both with hand microtome and with the paraffin method were made from petiole, bud and roots.

The bundle in the petiole is very different from the other bundles which we found in other species of *Botrychium*. Its structure is essentially the same as that of the petiolar bundle in the fossil *Osmundaceae* (Bertrand, 2) although it shows in some points a marked relation to the petiolar bundles in Todea, as described by Faull (1901). In the very young bundle there are four to six proto-xylem groups. In the mature leaf the number is invariably four (Fig. 16) as in *Osmundites skidegatensis*. The bundle, however, is not concentric; as is the case in *Osmundaceae* (Faull); but the small celled phloem is situated at the dorsal side of the leaf, bending in at both ventral sides and terminating at the two inner proto xylems. The tracheae show numerous bordered pits. This bundle

branches copiously when entering the lamina. This branching occurs in *B. lanuginosum* at a lower level in the petiole. Numerous cells with brown contents occur in the parenchyma of the leaf; they fail, however, to stain with iron chloride or vesuvin.

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 13.

The Root.

The vascular system of the root shows exactly the same condition as described by Campbell (9) for *B. virginianum*; a tetrarch or pentarch bundle, with alternating phloem and exarch xylem. The endodermis is developed partly as a protective Caspary layer, partly as a starch layer of irregular shape. We will consider first the lower, unwrinkled part of a root (Fig. 19) and study the departure of the secondary traces. In the case investigated (Fig. 19), two secondary roots left the primary root at exactly the same place. Two of the five root-xylems are engaged in supplying these two roots, while the enclosed phloem branches to form the two new phloems.

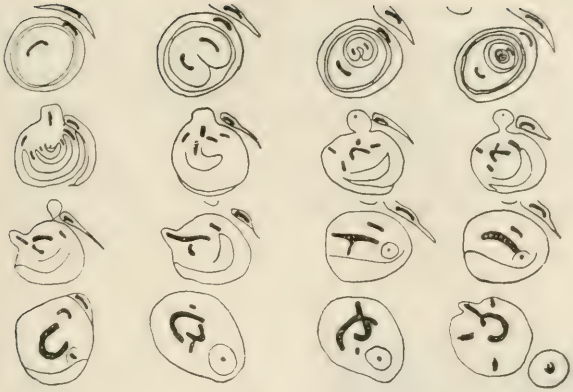


Fig. 15.

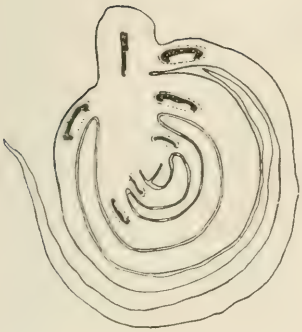


Fig. 14.

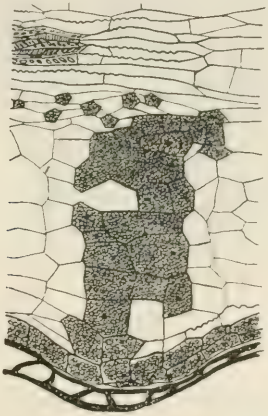


Fig. 18

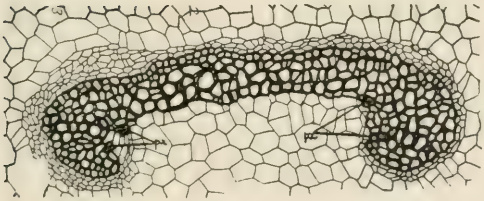


Fig. 16.

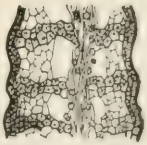


Fig. 17.

It is a remarkable feature of the root bundle that the phloems meet in the middle, showing exactly the reverse condition from that common to the roots of other plants and in the stem bundles of the *Lycopodiaceae*, where the xylems meet in the middle of the bundle.

In the upper part of the root the parenchyma cells are filled with starch and the vascular bundle is suspended in the parenchyma at different corners by long starchfilled cells. The starch parenchyma is not continuous, however. In many cross sections it proved to be almost entirely absent. This curious phenomenon goes parallel with the wrinkles which occur in the upper parts of the roots, near the surface (Fig. 17 and 18). The starch occurs only in the parenchyma immediately under the convex side of the wrinkle; in the concave parts no starch can be found. Fig. 17 shows the situation in a longitudinal section through the upper part of a root. The section is not exactly median, but the parenchyma cells, surrounding the vascular bundle, are in a wrinkled condition themselves. Evidently we have here a case of root contraction (de Vries, 39). This is, so far as we are aware, the first case of real root contraction recorded in cryptogamous roots. Fig. 18 shows the condition in a median longitudinal section, with higher magnification. The wrinkling of the cell walls is quite obvious. De Vries found the seat of the root contraction situated in the root parenchyma. This is in perfect agreement with this case; the decrease in turgor in the wrinkled parenchyma cells probably prevents these from manufacturing starch.

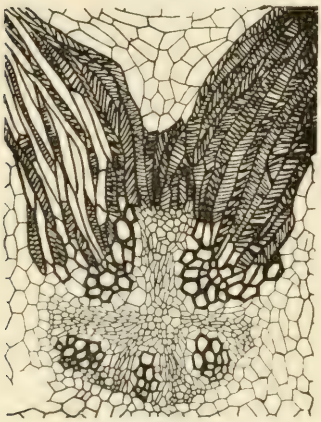


Fig. 19.

We see also the remarkable fact that some of the tracheids

in the bundle are pitted, while in Fig. 19 all the elements seem to be spiral tracheids.

The pentagonal cells near the bundle are the filamentous cells on which the bundle is suspended in the parenchyma. Most probably the whole structure, as caused by wrinkling, is unique in anatomy, as we have not been able to find references to similar cases in the literature. No mycelium was found in these roots.

The Bud.

Fig. 16 shows a series of 16 sections, taken 100 μ apart. One thing is apparent from this series: the imbricate aestivation in the bud, which is the common case in *Botrychium*, does not occur here. Fig. 14 will make this clear. The mode of aestivation as expressed in this bud has, as far as we are aware, never been recorded in the literature; so we propose to call this situation "alternating aestivation" because of the alternation of the leaf bases. The series illustrated by Fig. 16 shows the origin of the pith and the entire absence of leaf gaps. This series is reconstructed in Fig. 13. At the junction of two leaf bases, one or more roots are given off without any disturbance of the vascular tissue. A cauline "stele" could not be traced, as there was no vascular tissue immediately under the growing point. The pith is nothing but ground tissue enclosed between leaf traces. At this place there was formed some secondary xylem in the pericycle. The vascular structure of this bud shows an aberrant condition; leaf or root gaps could not be traced. This would point either to the fact that the stele in *Botrychium* is not a fixed structure, or that *B. obliquum* and *B. silacifolium* do not show a very close relationship in this respect.

Summarizing, we can say that *B. silacifolium* shows in the mature condition the following peculiarities:

1. The leaf trace has a typical Osmundaceous character.
2. The root trace is similar to that found in *B. virginianum*,

the upper part of the root showing a complicated parenchyma structure due to root-contraction.

3. The position of the leaves in the bud is a peculiar one and may be called alternating aestivation.

4. There is no cauline stele even in the adult plant.

5. The pith is not intra-stelar, but ground tissue enclosed between the leaf traces.

6. No leaf gaps or root gaps could be detected.

7. The general structural resemblance to *Osmunda* is more apparent than that to the *Marattiaceous* ferns.

V.

Botrychium virginianum, a form belonging to the subgenus *Osmundopteris*, has been investigated by Campbell (9) and Jeffrey (19). The origin of the vascular system has been investigated by Campbell (9). Very young plants, in which the first leaf was not yet expanded, were sectioned. The vascular bundle of the first leaf was just starting its development but it did not join as yet the main vascular tract. The trace of the first root joined the trace of the cotyledon and the two traces enclose a part of the ground tissue; the pith is not of stelar origin. The second root joined the vascular tract lower in the series. There is no trace of a cauline stele.

The usual endophyte is present in the root, and peculiar cells are found on the ventral epidermis of the cotyledon. These cells stain brownish with vesuvin, and give a violet precipitate with iron chloride. The existence of tannin cells in this species, even in this genus, has been hitherto overlooked.

B. virginianum shows the following characteristics:

1. In the young sporeling there is no real cauline stele.

2. The intra-vascular medulla is a part of the gound tissue.

3. Tannin cells are probably present in the ventral epidermis of the cotyledon at a very young stage.

Bruchmann (7) has investigated a representative of the third group of the genus, — *Eubotrychium*. His work on *B. lunaria* shows that there are important difference between this subgenus and the other *Botrychia*. We will describe the development of *B. simplex* and *B. neglectum*.

VI. Botrychium simplex.

There is a close similarity in embryological development between *B. simplex* and *B. lunaria*. The two species seem to merge gradually into another; the only real difference being the partial coalescence of leaf and fertile spike in *B. simplex*.

The eight plants investigated were of very different ages. In the youngest plant the second root and the second leaf were not yet developed, while the oldest plant consisted of six roots and two leaves, the oldest of which was +4 cm long and bore a distinct spoon-shaped lamina. Because of the wide development al range it was possible to treat the development of the stele in this plant more fully. Fig. 20 and 21 show two young plants. The difference from *B. obliquum* is very marked. The roots are situated in a plane at right angles to that of the cotyledon (as in *B. lunaria*) instead of being situated in the plane of the cotyledon (as in *B. obliquum*). There are very many roots developed and only one visible leaf.

Fig. 20.

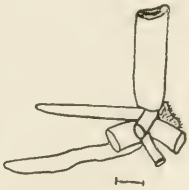


Fig. 21.

Position in the Prothallus. The Foot.

As in some species of *Ophioglossum* and in *B. lunaria* the very young plant consists practically of a root (see Campbell (9) and Bruchmann (7)). There is a conspicuous foot

(Fig. 36). The foot, however, is smaller than *B. lunaria* and considerably smaller than in *B. virginianum* (Campbell, 9).

Fig. 22.

Fig. 23.

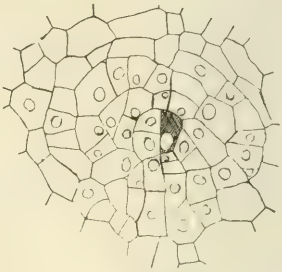


Fig. 25.

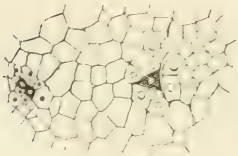


Fig. 26.

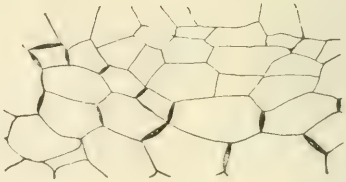


Fig. 28.

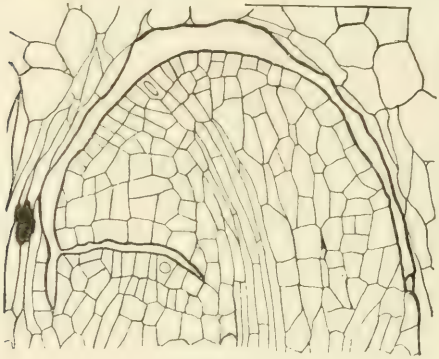


Fig. 24.

The first root resembles strikingly that of *B. lunaria* (7). Unfortunately, the sections were not quite median, therefore the apical cell could not be made out. In another median

section of the first root, however, the initials were not quite clear. Lang (22) has shown that the number of root initials is not so much dependent on the age as it is on the bulk of the roots. Campbell (9), however, found always single initials. The cotyledon is not a scale-like rudiment as in *B. lunaria*, but a more or less developed structure. The narrow apical cell is already plainly visible. A single vascular strand connects root and leaf.

The position of the embryo in the prothallus is, as far as could be seen, quite the same as that in *B. lunaria*. The only important difference between this form and *B. simplex* up to this stage is the large size of the first leaf in the latter. No trace of a vascular bundle appears in the cotyledon at this stage. The initials of the cotyledon could not be traced with any certainty.

The Formation of the Stele.

The second root makes its appearence at the same place as in *B. lunaria*. A series representing this stage is shown in Fig. 37. The second leaf has not yet developed its leaf trace. The leaf trace in the cotyledon is plainly visible. The second root appears very near to the place where the bundle of the second leaf will develop. The three traces join in the foot to form a closed ring of xylem. Root initials could not be made out.

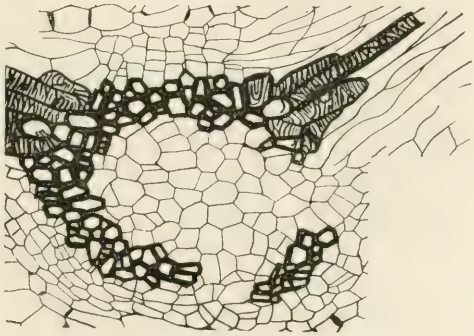


Fig. 27

The formation of the stele up to this stage proceeds therefore as follows:

1. Trace in first root.
2. Trace in cotyledon.
3. Nos. 1 and 2 join.
4. Trace in second root.
5. Trace in second leaf.
6. Nos. 4 and 5 join, and coalesce with No. 3.

The first and second leaves are both functional. There is no trace of scale-like rudiments as described by Bruchmann. Every root trace joins its corresponding leaf trace. It will be shown later that this is not always the case. In one plant, the condition corresponded exactly with that of *B. lunaria*. This plant is shown in Fig. 21. Six roots, but only two leaves

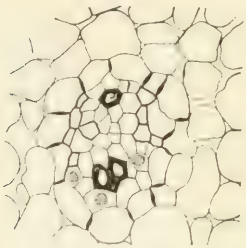


Fig. 29.

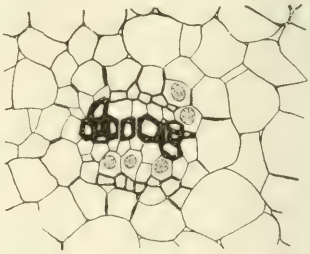


Fig. 30.

were developed. *B. simplex* is an exceedingly variable form (see figures of Luerssen cited in Bower 3). It may be possible that the first leaves in this plant are functional or rudimentary according to the ecological conditions. On this assumption, it would be worth while to re-investigate the embryology of *B. lunaria*. The possibility exists that the unfavorable geological and edaphical conditions of that region of Thüringen in which Bruchmann collected his material were the cause of the peculiar "backwardness" of the leaves. Campbell states this as an anomalous case in *Helmintostachys* (9).

According to the behaviour of the first and second root, the third root must appear before the third leaf develops. Figs. 34 and 35 show this condition. Both figures are longitudinal

sections through the same young plant. In the section shown by Fig. 35 the vascular bundle of first root and cotyledon, the already very much developed horseshoe shaped xylem of the second root and the procambium of the second leaf are deve-

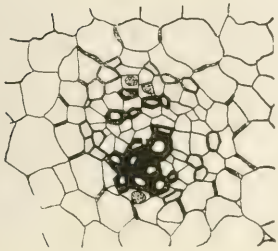


Fig. 31.

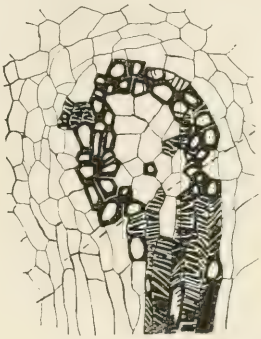


Fig. 32.

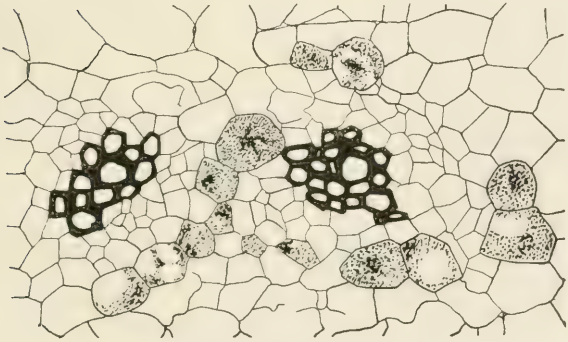


Fig. 33.

loped. This section lies in the plane of both apical cells of second leaf and stem tip.

Fig. 34 shows the traces of second root and second leaf just before they join. The third root is cut transversally. Its apical cell is conspicuous (Fig. 25, shaded cell). It is a four sided, flattened pyramid.

The apical cell of the stem is not quite so big as in other *Botrychia* (24). Its position, however, agrees quite well with the figure of Bruchmann (7). The initial of the second leaf is situated more or less at the top of the leaf, its position being very much like that in *B. lunaria* and not like that in *B. virginianum*. The procambium of the leaf trace is plainly visible. The

Fig. 34.

Fig. 35.

Fig. 36

third leaf can be seen as a protuberance to the left of the stem initial. The third root is already entirely developed at this stage. Again the root is ahead of the leaf in development. This contrasts markedly with *B. obliquum* in which the third or even the fourth leaf are partly formed before the second root can be traced.

Fig. 23 shows a later stage in the development of the second

leaf. Here the leaf trace forks at the top of the leaf suggesting the same condition as in *B. lunaria* (Bruchmann 7).

Lobes are formed at this leaf at a little older stage, as the third leaf is further advanced. The form of these lobes may be closely traced in a series of transverse sections (Fig. 28). We see that the sheath of the cotyledon surrounds the leaf entirely. This is not the case in *B. virginianum* or *B. obliquum*.

The form of apical cell of the stem seems to be variable. Fig. 26 shows a transverse section through the stem tip. The apical cell (shaded) is a three sided pyramid. The leaf trace of the second leaf is already advanced, and the initial stages of of the third leaf can be seen at the right side of the slit.

Fig. 37.

The oldest plant of the material was cut into a complete series of transverse sections (Fig. 39, left to right; Fig. 40, right to left). Starting at the upper side of the plant, the formation to the stele is as follows:

The leaf traces of first leaf and second leaf, in their advanced stages consisting of two separate xylems, appear at a lower plane as two simple strands; the trace of the cotyledon keeps its double character a little longer. At this plane a root trace enters and coalesces with the trace of the second leaf. At this level the endodermis becomes conspicuous. Xylem of root and leaf form together a horseshoe-shaped xylem. Another root trace joins the stele. This trace belongs to the first leaf. The three traces form a closed xylem ring, surrounded by an endodermis. Further down four other roots enter, disturbing the complete xylem ring and forming root gaps. The stele consists

of six root traces and only two leaf traces. The four lowest roots having no accompanying leaves, it can be assumed that the first four leaves in this plant were rudimentary just as in *B. lunaria*.

Fig. 22 gives a reconstruction of the stele. In the oldest plant investigated there is still no trace of a cauline stele. Bower (4) and Lang (22) assume that there is a cauline stele. Campbell (9) denies this on embryological grounds. A similar opinion holds West (41) for *Danaea*. West remarks that "the convenient descriptive term 'stele' is here simply employed for the common vascular tissue produced by the close association of the earlier leaf and root-traces." This idea can be applied unchanged on the stele both of *B. obliquum*

Fig. 38.

and *B. simplex*. There is no reason to assume that the stele in *B. lunaria* would prove to be of (partly) cauline origin. Only a more detailed anatomy of the root and leaf can make this out satisfactorily.

The Anatomy of the Root.

The number of the protoxylems is one, two or three. This is the common number. This is considerably less than the maximum found in *B. lunaria*, where Poirault (25) counted seven proto-xylems. The vascular bundle in a diarch root could be traced in a continuous series of sections. In the youngest part, the xylem is pronouncedly exarch and consists of several reticular or spiral tracheids, before either endodermis or phloem appear. At an older stage (Fig. 29) the two proto-phloems

appear, thick-walled cells, alternating with the xylems. Distinct sieve tubes, even in the older stages, could not be traced. At this stage the endodermis begins to develop. The pericycle is absent between proto-phloem and endodermis. Between xylem and endodermis there is a pericycle consisting of one layer, the cells of which are filled with dense protoplasm. Still later the two proto phloems join (Fig. 30) to form a linear strand of xylem between the two phloems. The xylem increases in bulk before the leaf trace joins it. The point of their junction can

Fig. 39.

Fig. 40.

be seen in Fig. 31. The endodermis, previously broken by the entering leaf-gap, surrounds the stele again entirely. The phloem follows the inside of the endodermis, leaving only an occasional pericycle cell between.

Bower (4) in his work on the medullation of the *Ophioglossaceae* remarks that the pith is initiated below the departure of the first leaf trace; but that the medullation is intra-stelar. There is no evidence that the medullation in *B. simplex* is anything else than the enclosure of a certain number of parenchyma cells between two xylem strands.

The internal endodermis, as observed by Poirault (25) and other authors, in *B. lunaria* is entirely absent in *B. simplex*. The behaviour of the endodermis in the latter species is much simpler than that found by Lang for *B. lunaria* (22). The endodermis is absent in the leaf, but surrounds the stem and root stele with a complete ring, only interrupted by the entrance of other roots. Fig. 27 shows this condition. On this figure two root traces and a leaf trace join the stele. The endodermis begins already to close around the leaf-trace, but is interrupted at the entrance of the root traces. Outside the uninterrupted parts of the xylem a strong cambial activity occurs in the pericycle. The only irregularity observed in the endodermis of *B. simplex* was an occasional doubling (Fig. 28). This doubling has nothing to do with the insertion of a leaf or root trace, as found by Lang in *B. lunaria*.

Occasionally independent tracheids were seen in the pith. Bower and Lang both hold the opinion that these free tracheids represent the remnants of the old primary xylem, perhaps comparable to the intra-medullary xylem of the *Botryopteridae* as observed by Seward (30) in *Ankyropteris* and *Zygopteris* (see also Scott. (29). The pith of *B. simplex* being entirely of intrastelar origin, it seems that opinion of Bower and Lang does not hold for this form. Fig. 32 shows the junction of two root traces. There is one tracheid in the medulla, which is apparently nothing else than a common root tracheid, but bent upwards inside the medulla instead of near the xylem. The figures of Lang on the intra-medullary xylem of *B. lunaria* can be explained in the same way.

Secondary Growth, Cork Formation. Tannin Cells.

Fig. 27 shows a large pericycle surrounding the xylem. This pericycle is the place where the secondary growth takes place in the other *Botrychia* and in some of the *Marattiaceae* (West 42). It cannot be made out if in *B. simplex*, that the secondary

growth will occur at an older stage, but it is very probable, the position of the cambium-like pericycle agreeing closely with that of *B. lunaria*. The cork formation occurs in the same places as in *B. obliquum*.

The big cotyledon (Fig. 33) shows two separate exarch xylems, and in contrast with *B. obliquum*, no distinct phloem could be traced. Like the other *Botrychia*, there is no endodermis. The most conspicuous features of the cotyledon are the tannin cells. They make their appearance at a rather young stage; (see Fig. 38; Fig. 33) as the third leaf becomes conspicuous. They are confined to two regions only:

1. The epidermis.
2. The layers surrounding the stele and more or less corresponding with the endodermis (West (42) describes a mucilage duct in the endodermis of *Marattia*).

In longitudinal sections the tannin cells appear as very long, worm-like structures. Their contents are granular and stain from light green to dark brown with Bismarck brown. With iron chloride or copper bichromate, strong tannin reactions were obtained, much stronger as in the case of *B. virginianum*. It seems to point to a relation with *Helminthostachys*, which, for a representative of the "*lunaria*" group, is very improbable. The plants were too young to show either a lysigenous or schizogenous origin of tannin ducts, as occurs in the *Marattiaceae* (West 42). It is doubtful if the cells in *B. simplex* will ever fuse or pour their contents into cellular spaces. In longitudinal sections, the transverse walls are sometimes very difficult to trace. It was therefore impossible to make out if in *B simplex* the tannin ducts occur in a new form: the tannin vessel, although the existence of these vessels is probable.

Conclusions.

The development of *Botrychium simplex* shows clearly its close affinity to *B. lunaria*, the only essential difference being the occurrence of tannin cells (or vessels) in thre former. Othe

differences are probably due to biological influences. In *B. lunaria* the first leaves are represented by scale-like rudiments. In *B. simplex*, however, this seems to be an exceptional case. Out of eight plants, there was only one plant which showed this condition. As pointed out before, this fact is probably due to ecological conditions.

There is no trace of a cauline stele, the vascular bundle consisting of leaf and root traces. The intra-medullary xylem belongs probably to these traces. The plants were too young to show secondary growth. The anatomy of the stele, and especially the size and shape of the pericycle agrees so closely with that of *B. lunaria* that it will occur undoubtedly at a later stage.

The same holds for the internal endodermis.

VII.

Dr. Lyon's material bore the label *Botrychium neglectum*, although the description in Britton and Brown (6) did not agree with its characteristics. There is no doubt, however, that the plant is a representative of the *Eubrotrychium* group, probably *B. onondagense*.

One series of cross sections from one of the oldest plants is shown in Fig. 44. A very conspicuous feature in these sections is the double leaf trace, of which each part has its own endodermis, judging by the occurrence of conspicuous tannin cells, whose contents color bright green with the vesuvin. The series shows the junction of the first root. Plant and reconstruction of the vascular system above the first root are shown in Figs. 41, 42. We see that the leaf traces do not unite before entering the main bundle, as was the case in *B. simplex* (Fig. 22). The two bundles join after having joined the main bundle. Sinnott in his treatise on the leaf trace (1910) divides the ferns into three groups.

a) One leaf trace; *Botrychium, Helmintostachys, Euophioglossum, Osmundaceae.*

b) Two leaf traces, arising from the sides of the gap; *Marattiaceae.*

c) More than two leaf traces; *Ophioderma, Cheroglossa,* all the other ferns.

We see that in this respect *Botrychium obliquum,* and *silaeifolium,* the large leaves resemble in form the *Osmundaceae* and *Euophioglossum* while the "*lunaria*" group shows in *B. simplex* and *B. neglectum* connecting links between the former forms and the *Marattiaceae. B. virginianum* shows also a division of the leaf trace in the older leaves (Campbell). It seems, therefore, that tannin cells and reduplication of the leaf trace, sooner

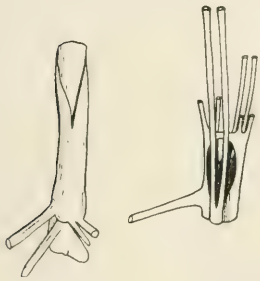


Fig. 41.

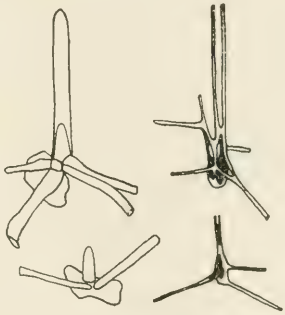


Fig. 42.

or later in ontogeny, go together and show a resemblance to the *Marattiaceous* condition.

This condition was much more pronounced in the root traces of two other plants of *B. neglectum* (Fig. 42). Here the root traces originated from the fusion of two lateral traces at the margins of the gap. This is not always the case, however, the normal "simplex" condition (Fig. 41) bein represented in the majority of the cases.

Returning to the reconstruction model Fig. 41, we may ask if all the vascular tissue in this case is of phytonic origin. In order to determine this, transverse sections, taken immediately

below the growing point, were studied. One of these sections is shown in Fig. 49. The tracheary tissue at the lower side represents the joint leaf traces of the third leaf. At the upper side, the group of four xylem cells at the top of the drawing, and three others at the extreme right belong to the traces of the

Fig. 43.

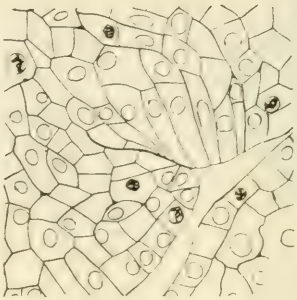


Fig. 44.

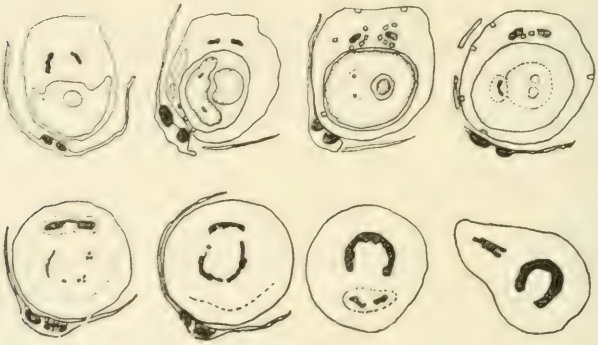


Fig. 45.

fourth leaf. The two separate xylem cells cannot be accounted for, unless they belong to the fifth leaf and form the beginning of its leaf trace. Otherwise, we should have here a real example of "stelar" tissue. That there is no stelar tissue the diagrams in Figs. 41 and 42 demonstrate clearly. The pith was of the same origin as in *B. simplex*. Fig. 43 shows a

longitudinal section through a young plant in the plane of the apical cell. Conditions are exactly as in *B. simplex*. So are the root traces, which therefore need not be further considered here.

Fig. 45 shows the region of the apical cell more highly magnified. Comparison with Fig. 24 shows the difference between the nature of the apical cell in *B. simplex* and *B. neglectum*. The apical cell of the latter resembles quite closely

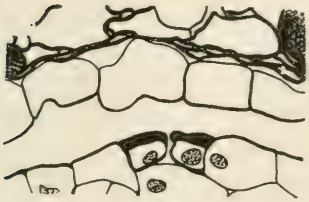


Fig. 46.

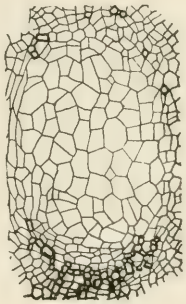


Fig. 49.

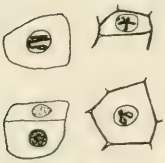


Fig. 47.

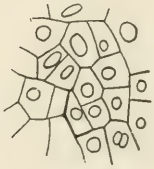


Fig. 48.

the apical cell depicted by Campbell in *Danaea* (9). This relation holds even in details of cell division as Fig. 140 of Campbell shows. The transverse section, however, shows a close resemblance with a similar section in *B. simplex*, as a comparison between Figs. 48 and 26 demonstrates.

In the meristematic tissues many cells in *B. neglectum* show, after the usual staining with safranin and vesuvin, black chromatin figures in the nuclei. Fig. 47 depicts some of the diffe-

rent forms observed. It seems that only the spireme stage of the prophase has been stained. In the other species of *Botrychium*, we found nothing to suggest an explanation of this curious fact.

In one case a young secondary root showed a quite conspicuous apical cell, very much of the kind described by Campbell and Jeffrey for *B. virginianum*. The advanced stage of this root, however, made it impossible to determinew hether this root originated from the endodermis, as van Tieghem states is the case in ferns, or from the pericycle, as is the case in *Angiopteris* and in *Todea barbara*, recently investigated by Cribbs.

One peculiarity of which we found no statement in the literature was the fact that, at very young stage, the leaf develops stomata. (Fig. 46). This leaf was most probably rudimentary. The stoma observed was conspicuous by the thickness of its cuticle and its rather primitive shape. In the same figure the crushing of the subepidermal layer of the older leaf can be observed. Only the tannin cells of this layer have sufficiently sclerenchymized walls to withstand the pressure.

The study of *B. neglectum* brought out the following facts:

1. There is a very close similarity between *B. simplex* and *B. neglectum*.

2. The leaf trace, however, shows an increasing tendency towards doubling. The same fact holds for the root trace.

3. The occurrence of the tannin cells is even more widespread than in *B. simplec*.

4. The chromatin of many embryonal cells assumes a black color.

5. The apical cell resembles that of *Danaea*.

6. There were only two cells in the vascular system, whose origin was not certainly phytonic.

VIII. The endophyte.

In the roots and prothallia investigated, the endophyte is abundant in all the species. It is, however, entirely lacking in the leaves, except *B. silaeifolum*. The fungus is also absent from the tissues inside the endodermis. Campbell (9) remarks that there is no essential difference between the endophyte in the *Marattiaceae* and *Ophioglossaceae*. The habit of the fungus agrees closely with that described by West (43), in the *Marattiaceae* (and even by that described by Cribbs for *Todea*) except for the differences due to the symbiosis, the fungus being a parasite in *Marattiaceae*, and a symbiont in *Ophioglossaceae*. The mycelium stains deeply with safranin and, in the older stages, also with Bismarck brown. It is multinucleate, even in the younger stages.

The fungus penetrates probably by the endodermis and proceeds through the outer parenchyma partly inter-, partly intracellular. The mycelium does not seem to stimullate cell division. On the contrary, in the regions where the cambial activity is strong, the fungus is invariably absent (West (43) holds the opposite opinion). At a definite distance from the epidermis the fungus branches copiously inside the cells ("arbuscles" of Gallaud) and disintegrates. The nucleus of the host-cell was not affected. The contents of these cells stain deeply with safranin. At other places the hyphae swell considerably, or they show a tendency to curl up till they fill the whole cell. Sometimes these swollen forms suggest closely the suspensor of the zygospores in the *Mucorineae*. In other cells the so-called vesicles occur, thin walled, apparently osmotic products, filling sometimes the whole cell. Sometimes there occur two vesicles in one cell. In all these characters the fungus resembles closely the *Stygeosporium marattiacearum* as described by West, except for the total absence of the resting spores as found by this author. This absence may be due to the different physiological conditions of the fungus (insufficient aereation).

At one place a sporangium-like form was found, protruding from the epidermis. Its importance seems to be doubtful. Another, probably parasitic, fungus was found in *B. simplex*. It was a multicellular, short-celled form, found in one place between epidermis and subepidermal layers of a young root. Its contents stained light-green with Bismarck brown. This fungus is evidently a true parasite, the surrounding tissue being disintegrated by its influence.

IX. Summary and conclusions.

1. As a result of the investigations undertaken to determine the origin and development of the vascular tissues of the young gametophyte of *Botrychium*, it has been shown that there is no evidence for the presence of cauline stelar tissues. This is true also for the adult sporophyte of *B. silaeifolium*. The cauline (commisural) strands, found in the *Marattiaceae*, are quite absent in all the species of *Botrychium* that were examined.

2. The "intra-stelar" pith proved to originate by inclusion of ground tissue between the leaf and root traces. An internal endodermis could not be found.

3. The development of the young plant as well as many other peculiarities of the species investigated suggest relationships with various other ferns. The relations to *Ophioglossum* and *Helmintostachys* are apparent. The suspensor and the origin of the second root in *B. obliquum* suggests a relationship to the *Marattiaceae*. Other characters of *B. obliquum* (position of the leaf-initials) point to the subgenus *Eubotrychium*. *B. silaeifolium* has root characters in common with *B. virginianum*, while the form of the leaf trace suggests *Osmundites*, *Todea*, or even *Loxoma*, as described by Gwynne-Vaughan (17). In *B. virginianum*, we find indications of tannin cells, which occur in larger numbers in the investigated species of the subgenus *Eubotrychium*. This is, however, not the only point in common

between this group and the *Marattiaceae*. The apical cell in *B. neglectum* is very suggestive of that found in *Danaea*, and the reduplication of the leaf trace from the *Ophioglossaceous* to the *Marattiacoous* condition is another significant point.

4. *Botrychium* can be divided into two groups: *Phyllotrichium*, in which the leaf dominates; *Eubotrychium* (a better name would be "*Radicotrichium*") in which the root is the dominating structure. *Osmundopteris* seems to hold an intermediate position. The general relationship of *Botrychium*, apart from the points in common with *Ophioglossum* and *Helmintostachys*, points in the first place to the *Marattiaceae*. It is evident that these two groups are closely interrelated. Other evidence points to the *Osmundaceae*. These three groups of ferns have many characteristics in common. Significant in this connection is the fact that the endophytes as described by Campbell for the *Ophioglossaceae*, by West for the *Marattiaceae*, and by Cribbs for the *Osmundaceous Todea*, are probably identical. The presence of *Stygeosporium marattiacearum* therefore seems to be established for these three groups.

We will refrain from speculations on the phylogenetic relationship of the different forms treated in this paper. As soon as we assert a certain form to be primitive, we follow our personal taste more than scientific deductions. So-called primitive characters are widespread in *Botrychium*, but they seem to be distributed more or less equally throughout the genus.

Explanation of plates. *Botrychium obliquum.*

Photograph I. Young sporophyte in longitudinal section; still surrounded by the prothallus. The haustorium is visible at the lower left hand side. The cotyledon and one leaf are already developed.

Photograph II. Young sporophyte in longitudinal section. The prothallus is visible at the right hand side, the vascular bundle of the cotyledon is plainly visible. The bundle of the second leaf is still in the cambial stage. At the base of the third leaf a conspicuous apical cell may be traced.

Photograph III. Young sporophyte in cross section. Vascular bundle of first root in cross section. Apical cell of second root conspicuous. Sheath at right hand side is remnants of prothallus.

The photographs were madewith a Leitz outfit; projection ocular 2, bellows 50 cm, objective A. A blue filter was used between the arc and the condensor.

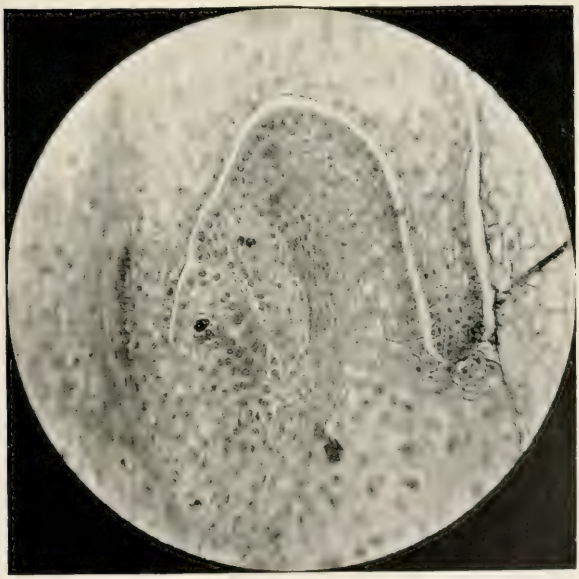
The figures were drawn with a Zeisz drawing apparatus and reduced to $^3/_8$ of their original size. In the following table the lenses will be named with which the object was observed (a_0 . 2 means objective a_0; ocular 2). Fig. 1, size 4 cm; 2, 2 cm; 3, a_0 . 2; 4, F . 2; 5, F . 2; 6, D . 4; 7, D . 4; 8, D . 4; 9, F . 2; 10, F . 2; 11, nat. size; 12, nat. size; 13, nat. size; 14, A . 2; 15, a_0 . 2; 16, D . 4; 17, a_0 . 2; 18, F . 2; 19, D . 4; 20, 2 m; 21, 1 m; 22, nat. size; 23, a_0 . 4; 24, D . 2; 25, D . 2; 26, D . 2; 27, D . 2; 28, F . 2; 29, F . 2; 30, F . 2; 31, F . 2; 32, D . 2; 33, F . 2; 34, A . 2; 35, A . 2; 36, A . 2; 37, a_0 . 2; 38, a_0 . 2; 39, a_0 . 2; 40, a_0 . 2; 41, 2 m; 42, 1 ½ cm; 43, a_0 . 4; 44, a_0 . 4; 45, D . 4; 46, F . 2; 47, F . 2; 48, F . 2; 49, A . 4.

Bibliography.

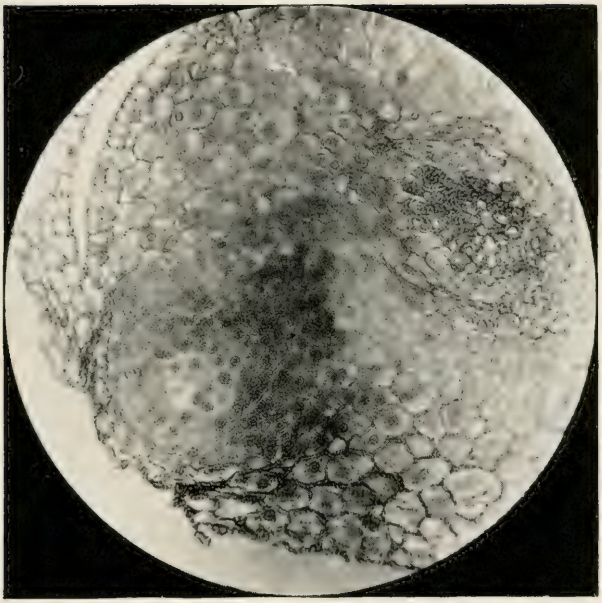
1. Bary, A. de. Comparative Anatomy of the Phanerogams and Ferns. Oxford, 1884.
2. Bertrand, P. Prog. Rei. Bot., IV, 182, 1913.
3. Bower, F. O. The Origin of a Land Flora. London, 1908.
4. — Ann. Bot. XXV, 537, 1911.
5. Brebner, G. Ann. Bot. XVI, 517, 1902.
6. Britton, N. L. and Brown, A. Illustrated Flora of the Northern United States. New York, 1896.
7. Bruchmann, H. Flora, XCVI, 203, 1906.
8. Campbell, D. H. Ann. Jard. Buitenzorg. VI, 138, 1907.
9. — The Eusporangiatae. Carn. Inst. Publ. 141, 1911.
10. — Ann. Bot. XXVIII, 652, 1914.
11. — Ann. Bot. XXXV. 1921 (in press).
12. Cribbs, J. E., Bot. Gaz. LXX, 279, 1920.
13. Delpino, F. Teoria generale della Fillotassi. Genova, 1883.
14. Duval-Jouve. Bull. Soc. B. France. XV, 140, 1882.
15. Farmer, J. B. and Hill, A. G. Ann. Bot. XVI, 871, 1902.
16. Faull, J. H. Bot. Gaz. XXXII, 381, 1901.
17. Gwynne-Vaughan, D. T. Ann. Bot. XV, 1901.
18. Holle, H. G. Bot. Ztg. XXXIII, 241, 1875.
19. Jeffrey, E. C. Proc. Canad. Inst. 5, 1898.
20. — The Anatomy of Woody Plants.
21. Lang, W. A. Mem. Proc. Manchester. Soc. LVI, 2, 1912.
22. — Ann. Bot. XXVII, 203, 1913.
23. Leclerc du Sablon, M. Ann. Sc. Nat. II, 1, 1890.
24. Lyon, H. L. Bot. Gaz. XL, 455, 1905.
25. Poirault, G. Ann. Sc. Nat. XVIII, 113, 1893.
26. Potonié, H. Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Palaeontologie. Berlin, 1912.

27. Prantl, N. Ber. d. Bot. Ges. I, 348, 1883.
28. Schoute, J. C. Die Stelär Theorie. Groningen, 1902.
29. Scott, D. H. Studies in Fossil Botany. London, 1908.
30. Seward, A. C. Fossil Plants. Cambridge, 1910.
31. Sinnott, E. W. Ann. Bot. XXIV, 107, 1910.
32. Tieghem, Ph. v. Dourh. Soc. Bot. Fr. XXV, 69, 1883.
33. — Journal de Botanique, 169, 1888.
34. — Journal de Botanique, 365, 1890.
35. — Traité de Botanique. Paris, 1892.
36. Tieghem, Ph. v. et Douliot, H. Ann. des Sci. Nat. VIII, 1, 1888.
37. Thompson, J. M. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, LII, 111, 1920.
38. Treub, M. Ann. Jard. Buitenzorg, IV—VIII, 1884—1890.
39. Vries, H. de. Landw. Jahrb. IX, 37, 1880.
40. Weiss, J. E. Flora, LXXIII, 281, 1883.
41. West, C. Ann. Bot. XXIX, 409, 1915.
42. — Ann. Bot. XXXI, 77, 1917.
43. — Ann. Bot. XXXI, 361, 1917.

Photograph 1.



Photograph 2.



Photograph 3.

Über den Einfluß des Lichtes auf die geotropische Reaktion

von

C. E. B. BREMEKAMP.

Einleitung.

In einer vorläufigen Mitteilung, welche im Jahre 1915 in den „Proceedings of the Koninklijke Academie van Wetenschappen te Amsterdam"[1] veröffentlicht worden ist, beschrieb ich die Resultate einiger Versuche über das gegenseitige Verhalten von Licht- und Schwerkraftreaktionen, welche zu gleicher Zeit oder kurz nacheinander einsetzen. Ich wies darin nach, daß die Krümmung, welche bei den Koleoptilen von *Avena* nach einem Aufenthalt von einigen Minuten in der Horizontallage hervortritt, durch eine schwache Beleuchtung, z. B. durch eine einseitige Beleuchtung mit 60 MKS, nicht merkbar beeinflußt wird, während sie sich bei einer stärkeren Beleuchtung in mehr oder weniger erheblichem Grade geändert zeigt: nicht gerade selten treten sodann selbst Krümmungen in entgegengesetzter Richtung auf.

Kurz vor dem Erscheinen dieser Mitteilung war eine Arbeit von Franz E. Krones[2] veröffentlicht worden, worin die vorliegende Frage ebenfalls einer experimentellen Behandlung unterworfen wurde. Ich konnte sie damals nicht mehr berücksichtigen, da sie mir erst während der Drucklegung meiner

[1] Bremekamp, C. E. B., Proceedings Kon. Ak. v. Wetensch. Amst. 1915.

[2] Krones, Franz E., Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. 123, Abt. I. 1914.

eigenen Schrift zu Gesicht kam. An dieser Stelle soll aber etwas näher darauf eingegangen werden.

In den Versuchen Krones' wurden *Avena*-Keimlinge vor dem Aufenthalt in der Horizontallage während ½, 1 oder 2 Stunden seitlich mit Licht von einer Intensität von 125, 250 und 500 MK bestrahlt. Damit das Resultat nicht durch das Auftreten einer phototropischen Krümmung an Klarheit verlieren würde, ließ Krones die Keimlinge während der Beleuchtung auf einem Klinostaten mit vertikaler Achse rotieren. Nach der Beleuchtung wurden die Pflänzchen horizontal gelegt und in dieser Lage blieben sie dann 3 oder 6 Minuten. Den Einfluß der Vorbeleuchtung suchte er zu erkennen in der Herabsetzung von der Prozentzahl der Individuen, welche sich schließlich eben merkbar krümmten.

Die ausführlichsten Versuche waren diejenigen, wobei die Keimlinge 3 Minuten in der Horizontallage blieben. In den Versuchen ohne Vorbeleuchtung krümmten sich in diesem Falle 79,9 % der Keimlinge, während in den Versuchen mit Vorbeleuchtung ein viel kleineres Krümmungsprozent gefunden wurde. Von diesen Krümmungsprozenten gibt die folgende Tabelle eine Übersicht:

Vorbeleuchtet mit	125 MK	250 MK	500 MK
während ½ h	60,6	52,1	43,5
während 1 h	51,7	43,1	35,1
während 2 h	50,0	38,5	30,5

Bevor wir uns auf die Schlüsse, welche Krones aus diesen Zahlen gezogen hat, näher einlassen, wollen wir sie erst einmal auf ihre Genauigkeit prüfen. Ich habe dazu aus den Tabellen Krones' ihren Mittelfehler berechnet. Es hat sich dabei herausgestellt, daß dieser in den Versuchen ohne Vorbeleuchtung etwa 3,3 % beträgt, während er in den weniger zahlreichen Versuchen mit Vorbeleuchtung fast überall bedeutend größer ist. Die obenstehende Tabelle bekommt nun,

wenn wir hinter jedem Wert den Mittelfehler eintragen, folgendes Aussehen:

Vorbeleuchtet mit	125 MK	250 MK	500 MK
während ½ h	60,6 ± 10,1	52,1 ± 5,0	43,5 ± 4,6
während 1 h	51,7 ± 3,5	43,1 ± 3,2	35,1 ± 10,9
während 2 h	50,0 ± 5,9	38,5 ± 6,5	30,5 ± 6,5

Das Hauptergebnis der Arbeit Krones', daß die Prozentzahl der gekrümmten Keimlinge durch die Vorbeleuchtung herabgesetzt wird, können wir somit als genügend sichergestellt betrachten. Es ist weiter ziemlich wahrscheinlich, daß eine Vorbeleuchtung mit 500 MK in dieser Richtung wirksamer ist als eine Vorbeleuchtung mit 125 MK. Die übrigen Schlüsse, welche Krones aus diesen Zahlen gezogen hat, z. B. diejenigen, welche sich auf den Unterschied zwischen einer einstündigen und einer zweistündigen Beleuchtung beziehen, können aber, da die Differenzen, worauf sie sich stützen, wohl alle innerhalb der Fehlergrenzen liegen, nicht als hinlänglich begründet gelten.

Krones hat sich auch die Frage vorgelegt, ob die Herabsetzung des Krümmungsprozents vielleicht durch eine Herabsetzung des Wachstums herbeigeführt wird. Die Messungen des Gesamtwachstums, welche er zur Lösung dieser Frage angestellt hat, ließen aber keine Wachstumshemmung erkennen. Hierzu ist aber zu bemerken, daß diese Werte sehr erhebliche Schwankungen zeigen, und da eine sehr geringe Herabsetzung des Wachstums hier zweifellos schon genügen würde, kann es nicht wundernehmen, daß diese hier nicht deutlich hervortritt. Messungen des Gesamtwachstums können diese Frage übrigens auch nicht endgültig entscheiden: hierzu ist es unbedingt notwendig, daß man das Wachstum in der Krümmungszone selbst mißt. Wachstumshemmungen in dieser Zone können ja bei Messungen des Gesamtwachstums durch Wachstumsänderungen in anderen Zonen ganz oder teilweise verdeckt werden.

Ungefähr zu gleicher Zeit als meine eingangs erwähnte vor-

läufige Mitteilung erschien auch von der Hand Sperlichs[1] eine Arbeit, welche hier besprochen werden muß. Sperlich hat nämlich untersucht, ob eine Krümmung, welche bei einem parallelotropen Organ durch eine Massenwirkung von bestimmter Dauer und Intensität hervorgerufen wird, durch bestimmte, einseitig zugeführte Lichtmengen unterdrückt werden kann. Hierbei kam selbstverständlich auch die Frage zur Sprache, ob das Licht die geotropische Reaktion beeinflußt oder nicht.

Die Arbeit Sperlichs ist ein Seitenstück zu derjenigen Guttenbergs[2]. Guttenberg hat sich ja die Frage vorgelegt, ob die Krümmungstätigkeit sich auf die Dauer verhindern ließe, wenn eine Massenwirkung und eine Beleuchtung von bestimmter Intensität einander fortwährend entgegenwirkten. Auch auf diese Arbeit wollen wir hier noch etwas näher eingehen.

Es ist Guttenberg bekanntlich gelungen, für Pflänzchen, welche in der Horizontallage von unten her bestrahlt wurden, die Intensität der Beleuchtung so zu wählen, daß sie schließlich in der horizontalen Ebene gerade weiter wuchsen. Er nahm dabei aber wahr, daß anfänglich immer eine kleine Krümmung hervortrat. Nehmen wir an, daß die beiden Reaktionen einander nicht merkbar beeinflußten (bei den sehr geringen Lichtintensitäten, welche in den Versuchen Guttenbergs verwendet wurden, sind wir dazu, wie aus meinen eigenen Versuchen hervorgeht, wohl berechtigt), so stimmt das Verhalten vollkommen mit der Erwartung überein. Die Schnelligkeit, womit die phototropische Krümmung heranwächst, wird, wie ich in meiner „Theorie des Phototropismus“[3] auseinandergesetzt habe, anfänglich, da die Lichtempfindlichkeit dann noch sehr groß ist, größer sein müssen als später, wenn diese infolge der Beleuchtung schon in mehr oder weniger erheblichem

[1] Sperlich, Adolf, Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 56. 1915.

[2] Guttenberg, H. Ritter von, Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 45. 1908.

[3] Bremekamp, C. E. B., Rec. d. trav. bot. Néerlandais. Vol. 15. 1918.

Grade herabgesetzt ist. Da die Abnahme der Empfindlichkeit aber nach einiger Zeit aufhört, wird die Krümmungsschnelligkeit schließlich einen konstanten Wert bekommen. Soweit die Erfahrung reicht, trifft dies auch tatsächlich zu. Die geotropische Krümmungsschnelligkeit erreicht nun aber ebenfalls, wie aus den Untersuchungen von Tröndle[1] und Lundegårdh[2] hervorgeht, nach einiger Zeit einen konstanten Wert. Ist diese Schnelligkeit nun derjenigen der phototropischen Krümmung gleich, so werden die Pflänzchen in der einmal eingeschlagenen Richtung, hier somit in der horizontalen Ebene, gerade weiter wachsen müssen. Daß die Pflänzchen im Anfang des Versuchs eine Ablenkung aus der ursprünglichen Richtung erfahren, rührt daher, daß die geotropische Krümmung immer etwas früher als die phototropische hervortritt. Da diese aber bald die Überhand gewinnt, gleicht die Krümmung sich nach kurzer Zeit aus. Später sinkt dann die phototropische Krümmungsschnelligkeit wieder herab, um schließlich wieder etwas heranzuwachsen und dann auf einer bestimmten Höhe stehen zu bleiben. Vorübergehend kann somit nach der geotropischen Krümmung noch eine phototropische Krümmung in entgegengesetzter Richtung hervortreten.

Ich habe oben angenommen (und, wie ich dort schon bemerkte, auf Grund meiner eigenen Erfahrungen bin ich dazu auch vollkommen berechtigt), daß die beiden Reaktionen einander in den Versuchen Guttenbergs nicht merkbar beeinflußten. Aus diesen Versuchen selbst folgt das aber keineswegs. Guttenberg hat versäumt, die Schnelligkeiten, womit die beiden Reaktionen getrennt verlaufen, jede für sich zu bestimmen. Er konnte somit auch nicht dafür einstehen, daß die Reaktionen, die in seinen Versuchen einander die Wage hielten, auch gleich stark gewesen sein würden, wenn sie getrennt aufgetreten wären.

---

[1] Tröndle, A., Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 52. 1913.

[2] Lundegårdh, Henrik, Botaniska Notiser. 1918.

Sperlich hat dieses Versäumnis in seinen Versuchen zu vermeiden gesucht, indem er sowohl die geotropische wie die phototropische Krümmungsschnelligkeit jede für sich bestimmt hat. Er ist dabei aber leider nicht mit der erforderlichen Genauigkeit vorgegangen: die Angaben über die Größe der phototropischen Krümmungen können unmöglich alle richtig sein. Nach einer Beleuchtung mit 400 MK während 7,8 Sekunden ist z. B., wie aus meinen eigenen Versuchen hervorgeht, eine ziemlich gute Reaktion zu erwarten, während Sperlich hier eine schlechte verzeichnet hat. Nach einer Beleuchtung mit 400 MK während 15,7 Sekunden, wo Sperlich das Auftreten einer guten Reaktion notiert hat, wird diese hingegen nur höchst unbedeutend sein können. Dieser Umstand erschwert die Beurteilung der von ihm ermittelten Resultate in hohem Grade und letztere haben deshalb für die Frage nach dem Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus auch nicht die Bedeutung, welche ihnen sonst zukommen würde.

Bevor wir nun näher auf diese Arbeit eingehen, wollen wir uns aber die Frage vorlegen, ob eine vollständige Kompensation, wie Sperlich sie sich vorstellt, wohl auf gutem Grunde zu erwarten ist. Diese würde sich selbstverständlich nur dann erreichen lassen, wenn die Reaktionen einander in jedem Momente die Wage hielten. Beschränken wir uns zunächst auf den Fall, daß sie sich nicht merkbar beeinflussen: dieser läßt sich ja am leichtesten beurteilen und ist in den Versuchen Sperlichs jedenfalls auch mehrfach vorhanden gewesen. Die Schnelligkeit, womit die geotropische Krümmung, wenn sie einmal sichtbar geworden ist, heranwächst, bleibt nach den bereits erwähnten Befunden von Tröndle und Lundegårdh bis zum Eintritt der Gegenreaktion dieselbe (nach Maillefer[1] sollte sie sich indessen während dieser Zeit fortwährend vergrößern; da diese Zunahme aber nicht sehr bedeutend ist, dürfen wir sie wohl vernach-

[1] Maillefer, Arthur, Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. Vol. 48. 1912.

lässigen). Die Schnelligkeit, womit die phototropische Krümmung sich vergrößert, zeigt dagegen fast immer erhebliche Schwankungen. Daß die Schnelligkeit hier ungefähr konstant bleibt, kommt nur höchst selten vor, nämlich nur dann, wenn die Lichtmenge sehr klein oder die Intensität der Beleuchtung äußerst schwach ist. Solch schwaches Licht oder so geringe Lichtmengen spielen aber in den Versuchen Sperlichs keine Rolle. Bei größeren Lichtmengen und nicht zu geringer Lichtintensität ist die Krümmungsschnelligkeit anfänglich immer größer als später: sie kann dann bekanntlich mehr oder weniger schnell bis auf 0 herabsinken oder selbst negativ werden. Bei sehr lange währenden Beleuchtungen (diese fanden aber in den Versuchen Sperlichs keine Anwendung) steigt sie nach einiger Zeit wieder heran, um schließlich auf einem bestimmten Wert, welcher um so höher liegt, je schwächer die Intensität der Beleuchtung, stehen zu bleiben (man vergleiche über diese Verhältnisse meine „Theorie des Phototropismus"). Jedenfalls zeigt die phototropische Krümmungsschnelligkeit somit Schwankungen, welche bei der geotropischen, soviel wir wissen, nicht vorhanden sind. Eine vollständige Kompensation ist also nicht zu erwarten. Wenn diese in den Versuchen Sperlichs anscheinend doch erreicht wurde, so liegt das daran, daß die Schwankungen hier innerhalb der Fehlergrenzen blieben: der Fehler muß aber meistens ziemlich bedeutend gewesen sein, da zur Berechnung des Mittels jedesmal nur sechs Pflänzchen vorhanden waren.

In einigen Versuchen hat Sperlich Lichtmengen verwendet, welche, wie aus meinen eigenen Versuchen hervorgeht, die geotropische Reaktion mehr oder weniger bedeutend geändert haben müssen. Dieser Einfluß tritt aber erst ziemlich spät hervor. In meinen Versuchen hat sich eine Beobachtung nach drei oder vier Stunden zur Auffindung dieses Einflusses am meisten geeignet erwiesen. Nach zwei Stunden trat er viel weniger deutlich hervor. Sperlich hat nun aber leider nirgends länger als zwei Stunden beobachtet. Hätte er seine Versuche

länger fortgesetzt, so würde er in einigen Fällen, worin er jetzt eine vollständige Kompensation gefunden hat, mehr oder weniger deutliche, gelegentlich selbst sehr starke Krümmungen beobachtet haben. Das gilt z. B. von der Kompensation einer Beleuchtung mit 307 bzw. 400 MK während 25,657 Sekunden durch eine Rotation auf dem Zentrifugalapparat (die Größe der Zentrifugalkraft ist in all diesen Versuchen 8,2 bezw. 16,5 g) während 4 Minuten, von der Kompensation einer Beleuchtung mit 307 bezw. 400 MK während 15,789 Sekunden durch eine Rotation von 3 Minuten und durch eine Rotation von 1 Minute und von der Kompensation einer Beleuchtung mit 307 bezw. 400 MK während 7,894 Sekunden durch eine Rotation von 2 Minuten.

Wir wollen uns im folgenden aber mit der ungefähren Kompensation, wie sie von Sperlich angegeben wurde, begnügen und uns zu einer Betrachtung des Zustands während der ersten zwei Stunden beschränken.

Das Hauptergebnis der Arbeit Sperlichs liegt in dem Satz, daß ein Massenimpuls von bestimmter Dauer und Intensität sich durch verschiedene parallel und gegensinnig zugeführte Lichtmengen kompensieren läßt. Dieser Satz erfordert insoferne eine Korrektion, daß es, wie ich in meiner „Theorie des Phototropismus" gezeigt habe, bei der Verwendung von großen Lichtmengen keineswegs gleichgültig ist, auf welcher Weise sie zugeführt werden: dieselbe Lichtmenge ruft ja ganz verschiedene Reaktionen hervor, je nachdem sie in kürzerer oder längerer Zeit zugeführt wird. Die Lichtmengen, welche in den Versuchen Sperlichs, wo die Intensität der Beleuchtung überall 307 oder 400 MK betrug, Kompensation hervorriefen, brauchen somit bei einer anderen Intensität keineswegs diesen Effekt hervorzurufen. Daß man aber bei Licht von bestimmter Intensität verschiedene Beleuchtungszeiten auffinden kann, wobei die auftretende Reaktion den Einfluß eines Massenimpulses von bestimmter Dauer und Intensität ungefähr kompensiert, darf nach demjenigen, was wir jetzt über die phototropische

Reaktion wissen, nicht wundernehmen. Bei Licht von einer bestimmten Intensität findet man ja meistens ohne Mühe drei Beleuchtungszeiten, welche eine Krümmung von bestimmter Größe hervorrufen: das Licht darf aber weder zu schwach noch zu stark, die Krümmung weder zu klein noch zu groß sein. Die nebenstehende Fig. 1 illustriert dieses Verhalten zur Genüge. Die drei Kurven geben eine graphische Darstellung von der Größe der Krümmung bei verschieden langer Beleuchtung: die erste Kurve gilt für Licht von schwacher Intensität, die zweite für Licht von mittlerer Intensität und die dritte für Licht von starker Intensität. Die Beleuchtungszeiten sind auf die horizontale Achse abgesetzt, während die Ordinaten die Krümmungsgröße angeben. Wenn wir nun in einer bestimmten Entfernung von der horizontalen Achse eine Gerade ziehen, so gehören die Ordinaten der Schnittpunkte von dieser Geraden mit der Kurve somit zu Beleuchtungszeiten, welche eine gleich starke Krümmung hervorrufen. Solcher Schnittpunkte gibt es nun entweder drei, zwei, einen oder keinen.

Man darf aber nicht erwarten, daß der zweite und der dritte Kompensationspunkt ohne weiteres berechnet werden können, wenn man den ersten Kompensationspunkt einmal gefunden hat. Bei Beleuchtungen mit einer größeren Lichtmenge wird die normale geotropische Krümmung nach einiger Zeit durch eine antigeotropische Krümmung gefolgt: hierdurch kann die geotropische Krümmung hier selbstverständlich nicht dieselbe Größe erreichen wie bei unbeleuchteten oder schwach beleuchteten Pflänzchen. Diese Eigentümlichkeit der stärkeren Beleuchtungen war Sperlich nicht aus eigens dafür angestellten Versuchen bekannt. Er meint aber, daß er sie in einigen Versuchen erkannt hat: die resultierende Krümmung soll manchmal größer gewesen sein als man in Hinblick auf die Größe der phototropischen und der geotropischen Krümmung erwartet haben würde. Seine Bestimmungen der phototropischen Krümmungsstärke sind aber, wie ich schon oben erwähnte, nicht einwandfrei. Substituiert man dafür meine Daten, so tritt ein

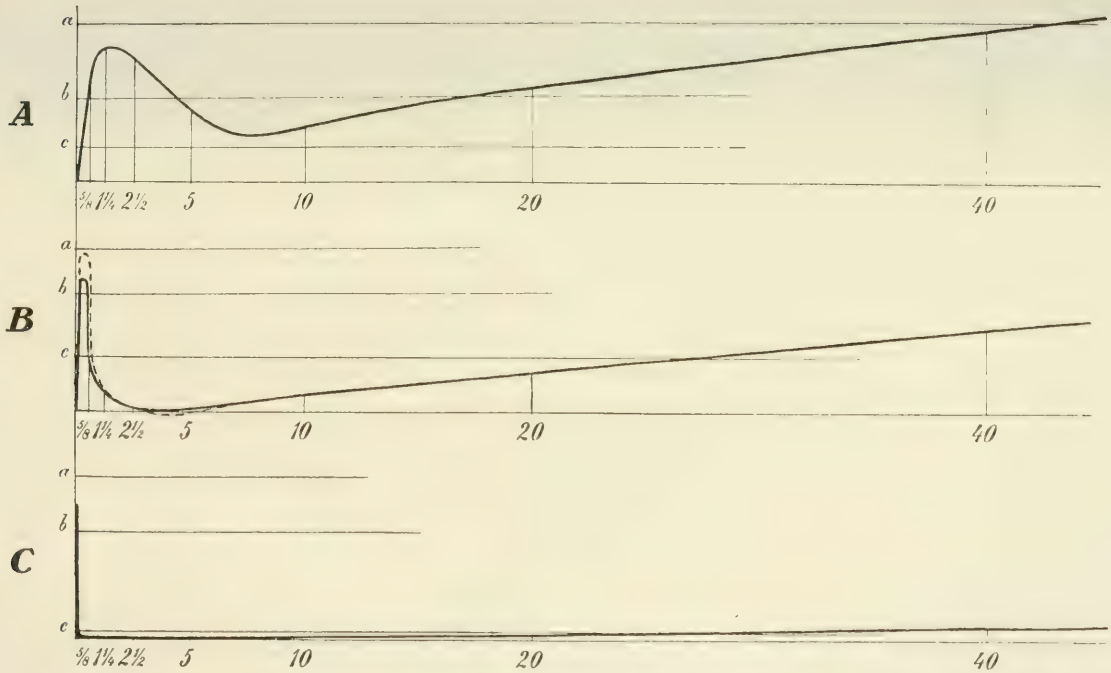


Fig. 1. Phototropische Krümmungen bei Licht von verschiedener Intensität. A 2.5 MK; B 50 MK und C 1000 MK. Auf der Abszisse ist die Beleuchtungszeit in Minuten angegeben. Die Ordinaten stellen die Krümmungsstärke dar. Der aufsteigende und der niedersteigende Ast, woraus der vordere Teil der Kurve besteht, sind einander in C so nahe gerückt, daß sie in der Figur nicht mehr einzeln hervortreten. Die gestrichelte Linie in B stellt die Änderung der Krümmung in der vierten halben Stunde dar. Die Zahl der Schnittpunkte der Horizontalen a, b und c mit der Kurve beträgt in A resp. 1, 3, 1; in B 0, 2, 3; in C 0, 2 und 3.

solcher Unterschied zwischen den beobachteten und den berechneten Werten in seinen Versuchen nicht deutlich hervor.[1] Sichergestellt ist in der Arbeit Sperlichs somit nur der oben schon genannte Hauptsatz, daß ein Massenimpuls von bestimmter Dauer und Intensität durch verschiedene parallel und gegensinnig wirkende Lichtimpulse kompensiert werden kann. Die Kompensation ist aber nie eine vollständige.

Versuche, welche den meinigen sehr nahe kommen, sind schon in 1913 von Clark[2] beschrieben worden. Er ließ die Keimlinge, nachdem sie während einiger Zeit in der Horizontallage verweilt hatten, vor einer Lichtquelle rotieren und nahm

---

[1] Aus gelegentlichen Beobachtungen hat Sperlich den Schluß gezogen, daß der Kompensationspunkt ein sehr empfindliches Maß für Lichtmengen ist: die Reaktion, welche durch eine Lichtmenge von 14500 MKS (Beleuchtungszeit 47,36 Sekunden, Intensität 307 MK) hervorgerufen wird, soll z. B. durch eine Lichtmenge von 3,07 MKS schon merklich geändert werden! Er fand nämlich, daß von 6 Keimlingen, welche auf dem Zentrifugalapparat in derselben Entfernung von der Achse rotierten, 3—4 Exemplare nach einer Beleuchtung von bestimmter Dauer und Intensität gerade weiter wuchsen, während die 3—2 anderen Keimlinge sich deutlich krümmten. Diesen Unterschied in der Reaktion erklärt Sperlich sich nun aus einer ungleich langen Beleuchtung. Die Scheibe, worauf die Keimlinge stehen, wird ja nur ausnahmsweise genau eine ganze Zahl von Umdrehungen machen: im allgemeinen werden einige Keimlinge somit von einem Lichtblitz mehr getroffen werden als die übrigen. Der Wert dieses Lichtblitzes läßt sich auf 3,07 MKS beziffern. Sperlich ist uns nun aber den Nachweis schuldig geblieben, daß die Keimlinge, welche sich krümmten, tatsächlich diejenigen wären, welche einen Lichtblitz mehr oder weniger empfingen. Auch war die Zahl dieser Beobachtungen viel zu gering, um solch ein auffälliges Ergebnis, das theorethisch durchaus unverständlich ist, genügend sicherzustellen. Wenn es fest stände, das man hier nicht mit individuellen Schwankungen zu tun haben könnte (was m. E. aber durchaus nicht ausgeschlossen ist), so hätte man zunächst prüfen sollen, ob die Umdrehungsgeschwindigkeit der Achse des Zentrifugalapparates wohl überall gleich groß gewesen wäre. Bei einem ungleichmäßigen Gange des Zentrifugalapparates könnten Differenzen in den Beleuchtungszeiten aufgetreten sein, welche die oben erwähnte Differenz von 3,07 MKS weit überstiegen. Jedenfalls wären hier aber spezielle Versuche erforderlich gewesen.

[2] Clark, Orton Loring, Zeitschr. f. Botanik. Bd. V. 1913.

dann wahr, daß sie nach der normalen, negativ geotropischen Krümmung noch eine antigeotropische Krümmung zeigten. Da er seine Keimlinge nach der Beleuchtung nicht auf den Klinostaten stellte, war es nicht ganz leicht diese Krümmung der überhängenden Spitze von der gewöhnlichen geotropischen Rückkrümmung, welche ja auch bei den unbeleuchteten Kontrollpflänzchen auftrat, zu unterscheiden. Er bemerkt aber, daß sie stets größer war als diese.

Clark hat nun ebenfalls bei einseitig beleuchteten Pflänzchen, welche nachträglich allseitig beleuchtet wurden, eine antitropische Krümmung hervortreten sehen. Für das Auftreten dieser antiphototropischen Krümmung würde sich nun vielleicht, meint er, eine Erklärung finden lassen, welche zugleich für das Auftreten der antigeotropischen Krümmung gelten würde.

Die antiphototropische Krümmung, deren Auftreten Clark sich damals noch nicht erklären konnte, hat jetzt ihre Rätselhaftigkeit verloren. Im vorliegenden Fall läßt sie sich selbst ziemlich leicht erklären (vgl. Fig. 2). Ich schrieb darüber in meiner „Theorie des Phototropismus" S. 182: „Die merkwürdige Erscheinung, welche von Pringsheim bemerkt und von Clark und Ariß bestätigt wurde, nämlich, daß eine einseitige Beleuchtung, welche von einer allseitigen Beleuchtung gefolgt wird, fast immer eine von der Lichtquelle abgewandte Krümmung hervorruft, läßt sich jetzt ebenfalls leicht verstehen. Die positive Differenz der Teilchenzahl in den antagonistischen Hälften, welche am Ende der einseitigen Beleuchtung vorhanden ist, ändert sich während der allseitigen Beleuchtung bald in eine negative Differenz: Die Teilchenzahl sinkt ja in der hinteren Hälfte jetzt unter den Wert herab, worauf sie schließlich stehen bleiben wird; in der vorderen Hälfte wächst die Teilchenzahl indessen langsam zum selben Wert heran. Zeitweise muß die Teilchenzahl in der vorderen Hälfte somit das Übergewicht bekommen. Diese negative Differenz verschwindet erst allmählich wieder. Ob dieser Ausgleich schon während der

Beleuchtung oder erst nachher stattfindet, ist gleichgültig. In beiden Fällen resultiert eine von der Lichtquelle abgewandte Krümmung, welche sich sehr gut der antiphototropischen

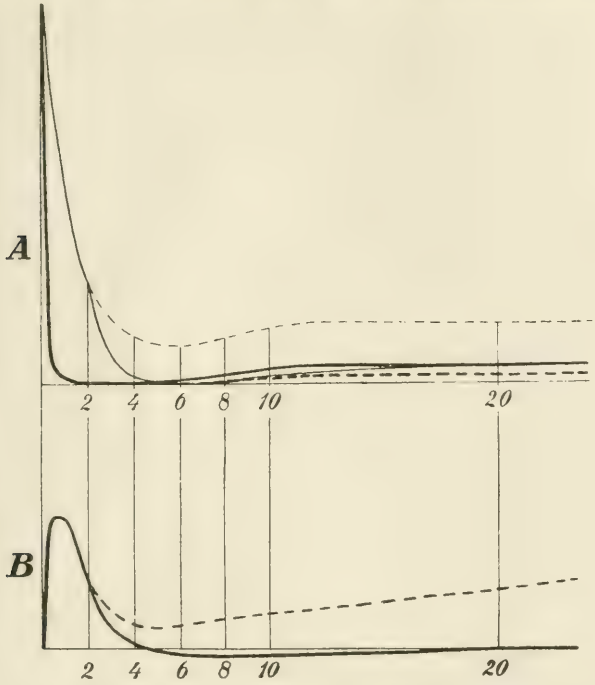


Fig. 2. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Erst während 2 Minuten einseitig, dann allseitig beleuchtet. In A stellen die Ordinaten die Zahl der lichtemptindlichen Teilchen bzw. die Wachstumschnelligkeit in den antagonistischen Seiten dar, in B die Größe der Krümmung. Auf der Abszisse ist die Beleuchtungszeit in Minuten angegeben. Die dicke Linie in A bezieht sich auf die ursprüngliche Vorderseite, die dünne auf die Hinterseite. Die gestrichelten Linien beziehen sich auf eine fortgesetzte einseitige Beleuchtung mit 10 MK.

Krümmung zur Seite stellen läßt. Auch hier ist es nämlich der Vorsprung in der Neubildung der lichtempfindlichen Teilchen in der vorderen Hälfte, welche die Krümmung herbeiführt."

Sollte diese Erklärung auch für die antigeotropische Krümmung gelten, so müßte der Zustand hier beim Anfang der allseitigen Beleuchtung dem Zustande, welcher bei den einseitig beleuchteten Pflänzchen im entsprechenden Momente herrscht, direkt vergleichbar sein. Auch bei den geotropisch gereizten Keimlingen müßte die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen in den antagonistischen Hälften somit ungleich groß sein. Wenn die lichtempfindlichen Teilchen nun aber direkt an der geotropischen Reaktion beteiligt wären, so wäre zwischen deren Zahl und der Größe der Krümmung eine bestimmte Beziehung zu erwarten. Wenn die lichtempfindlichen Teilchen z. B. durch eine vorhergehende allseitige Beleuchtung beseitigt worden wären, so müßte die nachher induzierte geotropische Reaktion vom Anfang an von der Krümmung einer unbeleuchteten Pflanze deutlich verschieden sein. Das trifft aber nicht zu. Der Einfluß einer derartigen Beleuchtung äußert sich, wie wir jetzt wissen, erst ziemlich spät. Es ist deshalb nicht wahrscheinlich, daß die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen, welche in dem Momente, worin die Pflänzchen horizontal gelegt werden, vorhanden ist, für das Auftreten der antigeotropischen Krümmung von besonderer Wichtigkeit ist. Viel wahrscheinlicher kommt es mir vor, daß die Neubildung dieser Teilchen, ein Prozeß, der ja erst nach einer gewissen Zeit einsetzt, hierbei eine Rolle spielt. In diesem Fall könnte aber von einer direkten Vergleichbarkeit dieser antigeotropischen Krümmung und der oben beschriebenen antiphototropischen Krümmung nicht die Rede sein. Wir wollen hierauf an dieser Stelle indessen nicht näher eingehen; weiterhin in dieser Arbeit komme ich aber auf diese Frage zurück.

Während aus den Versuchen Krones somit nichts anderes hervorgeht, als daß eine vorhergehende Beleuchtung die geotropische Krümmungsstärke herabsetzt, läßt sich aus den Versuchen Clarks und aus den Versuchen, welche ich in meiner vorläufigen Mitteilung beschrieben habe, der Schluß ziehen, daß diese Herabsetzung der Krümmungsstärke wenigstens teil-

weise von dem Auftreten einer antigeotropischen Krümmung, welche der normalen Krümmung auf dem Fuße folgt, hervorgerufen wird. Zur Unterscheidung von antigeotropischen Krümmungen, welche unter anderen Umständen auftreten dürften, möchte ich diese die *photogene antigeotropische* Krümmung nennen. Die bisher veröffentlichten Daten sind aber noch sehr unvollständig und eine befriedigende Erklärung wurde noch nicht gegeben. Deshalb beabsichtige ich an dieser Stelle ausführlicher über meine Versuche, deren Zahl sich nach dem Erscheinen meiner vorläufigen Mitteilung noch bedeutend vermehrt hat, zu berichten. Zu gleicher Zeit soll auch eine Erklärung der beobachteten Tatsachen versucht werden. Zunächst werden wir den Einfluß einer allseitigen Beleuchtung näher untersuchen; diese kann ja an sich keine Krümmung hervorrufen. Sodann soll auch der Einfluß einer einseitigen Beleuchtung geprüft werden.

Die Versuche, welche in dieser Arbeit beschrieben sind, wurden im botanischen Laboratorium der Universität Utrecht angestellt. Herrn Professor Went spreche ich hier für die Gastfreiheit in seinem Laboratorium sowie für das Interesse, welches er dem Fortgang dieser Arbeit gezeigt hat, meinen herzlichsten Dank aus.

Methode.

Wie die Mehrzahl der Autoren, deren Arbeiten ich im vorhergehenden Paragraphen besprochen habe, bediente ich mich bei meinen Versuchen ausschließlich der Koleoptilen von Avena. Die Wahl dieses Objekts liegt jetzt noch mehr als früher auf der Hand. Von keiner anderen Pflanze sind ja heute die Wachstumsänderungen unter dem Einfluß des Lichtes, besonders diejenigen, welche unter dem Einfluß einer einseitigen Beleuchtung in der Form einer phototropischen Krümmung zur Äußerung kommen, bei weitem so gut bekannt wie von diesen

Koleoptilen und von keiner anderen Pflanze kennen wir außerdem die geotropische Reaktion besser.

Das Material, womit die Versuche vorgenommen wurden, stammte von Samen, welche zu einer reinen Linie gehörten. Die Aufzucht der Keimlinge geschah nach einer Methode, welche sich im Utrechter Laboratorium schon seit Jahren vorzüglich bewährt hat. Da sie von Rutgers[1] ausführlich beschrieben worden ist, brauche ich darauf an dieser Stelle nicht näher einzugehen. Ich erwähne hier nur, daß die gekeimten Samen in einer einzigen Reihe von 15 bis 20 Stück in länglichen Zinkgefäßen von 20 zu 3 zu 3 cm gepflanzt wurden: sie wurden dabei so orientiert, daß die Keimchen alle einer der langen Seiten zugewendet waren. Die Aufzucht geschah im Finstern in einer Dunkelkammer, die in einem der Gewächshäuser im Garten hergerichtet ist. Die Anwesenheit schädlicher Gase oder Dämpfe war hier nicht zu befürchten. Dieser Raum diente auch für die Versuche. Hierbei wurde die Temperatur mit Hilfe eines Thermoregulators (man vergleiche die Beschreibung hiervon bei Arisz[2] auf 21° C. gehalten. Keimlinge, welche nicht ganz gerade gewachsen waren, wurden vor dem Anfang der Versuche entfernt. Für die Beobachtung wurde ausschließlich sehr schwaches rotes Licht verwendet.

Da ich im allgemeinen eine geotropische Krümmung von mittlerer Stärke zu erhalten wünschte, ließ ich die Keimlinge meistens während 20 Minuten in der Horizontallage. In einigen Versuchen blieben sie indessen auch 5, 15, 30 oder 45 Minuten in dieser Lage. Die Zinkgefäße standen während dieser Zeit auf einer der schmalen Seiten. Auf welche der beiden schmalen Seiten man sie stellen will, ist dabei ganz gleichgültig: die Symmetrieebene der Keimlinge, welche ja durch das Keimchen und das Endosperm geht, läuft bei unserer Pflanzungsweise den schmalen Seiten des Gefäßes parallel; die Ablenkung der

[1] Rutgers, A. A. L., Rec. d. Trav. Bot. Néerl. Vol. IX. 1912.
[2] Arisz, W. H., Rec. d. Trav. Bot. Néerl. Vol. XII. 1915.

Spitze aus dieser Ebene muß somit in beiden Fällen gleich groß sein. Wenn die Pflänzchen die festgestellte Zeit in der Horizontallage zugebracht hatten, kamen sie auf den Klinostaten; in rein orientierenden Versuchen wurden sie hin und wieder auch einfach vertikal gestellt.

Bei Benutzung des Zentrifugalapparates wäre es möglich gewesen, die Induktionszeit stark zu verkürzen (man kann die Zentrifugalkraft ja beliebig groß wählen), was gewiß in mehrfacher Beziehung vorteilhaft gewesen sein würde. Ich habe davon aber Abstand genommen, weil der Registrierung der auftretenden Krümmungen nach der Methode, welche ich hier überall bei meinen Versuchen angewandt habe, in diesem Fall fast unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenstehen. Bei der Verwendung höherer Zentrifugalkräfte (und auf diese kommt es ja vornehmlich an, denn kleine Zentrifugalkräfte gewähren in dieser Beziehung keinen Vorteil über der Schwerkraft) müßte man übrigens auch besondere Vorkehrungen treffen um das Ausbiegen und Abbrechen der Keimlinge zu verhindern und diese würden eine gleichzeitige, eine unmittelbar vorhergehende oder eine unmittelbar nachfolgende Beleuchtung praktisch nahezu unmöglich machen.

Für die Beleuchtung verwendete ich meist Metallfadenlampen von 10 Volt. Der elektrische Strom wurde von einer Akkumulatorenbatterie geliefert und mittels eines regulierbaren Widerstandes fortwährend konstant gehalten. Nebenbei kamen gelegentlich auch andere Glühlampen zur Verwendung, welche auf dem Strom der städtischen Zentrale brannten. Die stärkste Lichtquelle, war eine Philips ½-Wattlampe von etwa 300 HK. Zur Absorption der nicht unbedeutenden Wärmestrahlung wurde bei Benutzung dieser Leuchtquelle immer ein Kühlapparat eingeschaltet. Die Lichtstärke der Lampen kontrollierte ich von Zeit zu Zeit mittels des Weberschen Photometers. Für kurze Beleuchtungszeiten (ich habe aber niemals kürzer als eine Sekunde beleuchtet) kam eine automatische Verschlußmechanik zur Verwendung.

Die Zinkgefäße mit den Keimlingen wurden für die Beleuchtung so aufgestellt, daß ihre lange Achse einen kleinen Winkel mit der Strahlungsrichtung bildete. Hierdurch wurde eine Beschattung der hinteren Keimlinge durch die vorderen vermieden. Da die Lichtstärke der Glühlämpchen bekanntlich in derselben Entfernung von dem Leuchtkörper keineswegs überall gleich groß ist (man vergleiche über diese Verhältnisse die Erörterungen Sierps[1]), stellte ich die Gefäße überdem so dicht als nur irgend möglich neben einander: es kam somit nur ein kleiner Sektor des Leuchtkreises zur Verwendung. Da die Gefäße mit ihrer langen Achse in der Strahlungsrichtung standen, empfingen die Keimlinge nicht alle gleich viel Licht: die vorderen wurden natürlich stärker bestrahlt als die hinteren. Diese Differenz ist aber, wenn man die Entfernung zwischen der Lampe und den Keimlingen nur nicht zu gering wählt, nicht sehr bedeutend und da sie überdem bei allen Gefäßen, welche zu gleicher Zeit zur Verwendung kommen, gleich groß ist, kann sie die Resultate eines Versuches auch gar nicht trüben. Die Angaben über die verwendeten Lichtintensitäten beziehen sich immer auf die Mitte eines Gefäßes. Für die allseitige Beleuchtung kamen die Gefäße meistens auf einen Pfefferschen Klinostaten mit vertikaler Achse, der in einer bestimmten Entfernung von der Leuchtquelle aufgestellt wurde. Bei langwährenden Beleuchtungen müssen die Keimlinge sich hier phototropisch vom Rotationszentrum hinwegkrümmen und diese Krümmungen werden um so stärker sein, je weiter die Keimlinge vom Zentrum entfernt sind. Sie waren in meinen Versuchen indessen ziemlich unbedeutend und da sie überdem zu beiden Seiten des Zentrums entgegengesetzt gerichtet sind, wird die Größe der mittleren Abweichung von ihnen nicht geändert. In manchen Versuchen wurden die Pflänzchen übrigens auch von oben her beleuchtet. Wenn die Entfernung zwischen der Lichtquelle und den Keimlingen dann nur so groß ist, daß

[1] Sierp, H., Biol. Centralbl. Bd. 38. 1918.

der Winkel, welchen die Keimlinge mit der Strahlungsrichtung bilden, vernachlässigt werden kann, treten fast gar keine phototropischen Krümmungen auf. Diese Spitzenbeleuchtung wurde gelegentlich auch verwendet bei Pflänzchen, welche horizontal lagen. Die Lampe befand sich dann in derselben horizontalen Ebene als die Keimlinge.

Besondere Sorgfalt wurde der Registrierung der Versuchsergebnisse gewidmet. Überall wo quantitative Angaben erwünscht waren, wurde die Größe der Krümmung auf photographischem Wege festgelegt. Ich bediente mich dazu einer Methode, welche von Lindner[1] empfohlen worden ist. Bei dieser Methode wird nicht das reelle Bild des Objekts, sondern dessen Silhouette aufgenommen. Ich stellte dazu meine Keimlinge in einer Entfernung von etwas mehr als 2 Meter von der Lichtquelle auf und erhielt so auf einem unmittelbar hinter dem Gefäß aufgespannten Schirm ein vollkommen scharfes Schattenbild, das als eine Vertikalprojektion der Objekte in ihrer natürlichen Größe gelten kann. Als Schirm fungierte dabei ein Streifen Bromidepapier, der das Bild zugleich photographisch festlegte und nachdem er entwickelt und fixiert worden war, ein vorzügliches Versuchsprotokoll bildete. Die Keimlinge wurden selbstverständlich so aufgestellt, daß die Ebene ihrer Krümmung senkrecht auf der Strahlungsrichtung stand. Das Schattenbild stellt unter diesen Umständen die Krümmung ohne jedwede Verzerrung dar.

Es ist bei diesem Verfahren leider nicht möglich die Größe der Krümmung bei denselben Keimlingen zu verschiedenen Zeiten zu registrieren. Durch die Beleuchtung wird ja eine Änderung des Wachstums hervorgerufen, welche die Krümmungsfähigkeit notwendig modifizieren muß. Die Keimlinge werden dadurch somit für die weitere Beobachtung ungeeignet. Will man die aufeinanderfolgenden Stadien photographisch festlegen, so muß man für die Aufnahmen verschiedene Ge-

---

[1] Lindner, P., Ber. d. d. Bot. Ges. Bd. 32. 1914.

fäße verwenden. Nur wenn man statt Bromidepapier photographische Platten, welche für rotes Licht sensibilisiert wären, benutzen könnte, würde man für die aufeinanderfolgenden Aufnahmen dasselbe Gefäß verwenden können. In diesem Fall könnte man die Schattenbilder ja mit Hilfe einer roten Lampe erhalten. Ich habe indessen davon Abstand genommen, weil die Verwendung dieser Platten einigermaßen ausgedehnte Untersuchungen zu kostspielig machen würde.

Da die photographischen Aufnahmen, wie wir schon oben bemerkten, Vertikalprojektionen der Keimlinge in natürlicher Größe darstellen, kann man daran ohne weiteres alle erwünschten Messungen ausführen. Im allgemeinen betrachtete ich die Bilder unter transparentem Millimeterpapier. Das Papier wurde dabei so auf das Bild gelegt, daß der basale Teil des Keimlings unter eine Vertikale und die Spitze unter eine Horizontale zu liegen kam. Sodann bestimmte ich für eine ganze Reihe von Schnittpunkten mit den verschiedenen Horizontalen die Entfernung von der Vertikale der Basis. Von den anderen Keimlingen wurden die Entfernungen dieser Punkte ebenfalls auf dieselbe Weise bestimmt. Ich verfügte dann über die erforderlichen Daten zur Berechnung der mittleren Entfernungen, und mit Hilfe davon konstruierte ich die mittlere Krümmung. Von der Entfernung der Spitze von der Vertikalen bestimmte ich außerdem in den meisten Fällen den Mittelfehler. Die Konstruktion ist nicht ganz einwandfrei: die Punkte, deren mittlere Entfernung von der Vertikalen bestimmt wird, liegen ja wohl auf derselben Horizontale, aber keineswegs in derselben Entfernung von der Spitze; sie sind untereinander somit nicht vollkommen vergleichbar. Der hierdurch verursachte Fehler ist aber im allgemeinen ohne Bedeutung.

Der Einfluß einer allseitigen Beleuchtung.

Im ersten Paragraphen dieser Abhandlung haben wir gesehen, daß eine allseitige Beleuchtung die geotropische Reaktion unter

gewissen Umständen in mehr oder weniger erheblichem Grade modifizieren kann. Dieser Einfluß soll hier nun etwas eingehender studiert werden. Dazu wollen wir zunächst den Verlauf der geotropischen Reaktion bei den allseitig beleuchteten Keimlingen mit dem Verlauf dieser Reaktion bei unbeleuchteten Pflänzchen vergleichen. Sodann werden wir uns der Frage zuwenden, auf welche Weise der Unterschied in der Reaktion von der Dauer und der Intensität der Beleuchtung abhängt.

Über die Unterschiede, welche der Verlauf der geotropischen Reaktion bei beleuchteten und unbeleuchteten Keimlingen zeigt, geben die zwei nachfolgenden Versuchsreihen Aufschluß. In beiden Reihen kamen sechs Zinkgefäße mit Keimlingen zur Verwendung. Jedes Gefäß enthielt, nachdem die ungeeigneten Keimlinge entfernt worden waren, 10 bis 13 ganz gerade Koleoptilen. Drei von den sechs Gefäßen wurden nun während 10 Minuten von obenher mit einer Intensität von 8 MK bestrahlt und nach Ablauf der Beleuchtung zugleich mit den drei unbeleuchteten Gefäßen auf eine von ihren schmalen Seiten gestellt. In dieser Lage blieben sie alle sechs 20 Minuten. Nach Ablauf davon kamen sie auf den Klinostaten. Die photographische Aufnahme, welche auf der im vorigen Paragraphen beschriebenen Weise vorgenommen wurde, geschah nun in der ersten Versuchsreihe nach einer Rotation von 30, 90 und 150 Minuten, in der zweiten nach einer Rotation von 45, 120 und 240 Minuten.

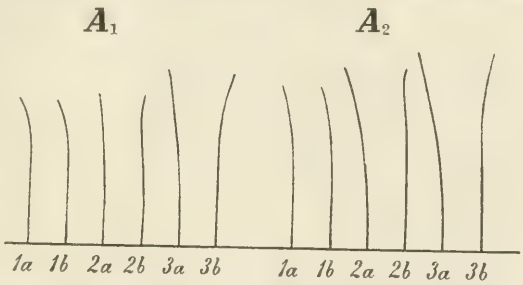


Fig. 3. Verlauf der photogenen antigeotropischen Krümmung in Vergleich mit der normalen geotropischen Krümmung. *a* unbeleuchtet, *b* beleuchtet. In der Versuchsreihe A_1 sind 1, 2 und 3 nach resp. $^1/_2$, $1^1/_2$ und $2^1/_2$ Stunde, in A_2 nach resp. $^3/_4$, 2 und 4 Stunden aufgenommen.

Jedesmal wurden zwei Gefäße photographiert: das eine enthielt die Keimlinge, welche vorher beleuchtet worden waren, das andere die unbeleuchteten Kontrollkeimlinge. Die Resultate findet man in den Tafeln VII u. VIII in etwas verkleinertem Maßstabe wiedergegeben, in mehr gedrungener Form außerdem in der nebenstehenden Figur 3, welche auf der im vorigen Paragraphen beschriebenen Weise aus den Daten der Tafeln VII und VIII konstruiert worden ist. Die folgende Tabelle gibt Aufschluß über die mittlere Größe der Spitzenabweichung:

	Mittlere Spitzenabweichung in mm		
	unbeleuchtet	beleuchtet	Differenz
nach 30 Minuten	1,9 ± 0,10	1,7 ± 0,12	0,2 ± 0,16
nach 45 Minuten	1,8 ± 0,12	1,9 ± 0,18	—0,1 ± 0,21
nach 90 Minuten	1,4 ± 0,18	0,2 ± 0,23	1,2 ± 0,29
nach 120 Minuten	3,7 ± 0,38	0,5 ± 0,22	3,2 ± 0,44
nach 150 Minuten	2,0 ± 0,25	—1,6 ± 0,41	3,6 ± 0,58
nach 240 Minuten	3,8 ± 0,35	—1,2 ± 0,21	5,0 ± 0,42

Während der ersten 45 Minuten ist noch kein Unterschied in der Krümmungsgröße der beleuchteten und der unbeleuchteten Keimlinge zu bemerken: die Differenzen, welche man in der Tabelle verzeichnet findet, liegen ganz innerhalb der Fehlergrenzen. Nach anderthalb Stunden ist der Unterschied aber schon unverkennbar. Die Krümmung hat sich jetzt in beiden Fällen ein gutes Stück nach der Basis hin verschoben. Während die Spitze sich nun aber bei den unbeleuchteten Keimlingen wieder ungefähr gerade gestreckt hat, zeigt sie bei den beleuchteten Pflänzchen eine mehr oder weniger deutliche antitrope Krümmung. Nach 2 Stunden tritt dieser Unterschied noch stärker hervor. Die beleuchteten Keimlinge zeigen sich aber jetzt außerdem im basalen Teile weniger stark gekrümmt als die unbeleuchteten Kontrollpflänzchen. Nach 2½ Stunden ist der basale Teil bei den beleuchteten Keimlingen sogar wieder nahezu gerade geworden, so daß die antitrope Krümmung jetzt ungetrübt hervortritt. Nach 4 Stunden hat die antitrope

Krümmung sich bereits ein gutes Stück von der Spitze entfernt: letztere ist jetzt schon wieder ziemlich gerade.

Diese Versuche zeigen somit, daß die geotropische Reaktion anfänglich bei den beleuchteten und den unbeleuchteten Keimlingen ganz auf derselben Weise verläuft: der Unterschied tritt hier erst hervor, wenn die Krümmung in der Spitze schon im Rückgang begriffen ist. Weitere Versuche haben dieses Resultat vollkommen bestätigt. Die Pflänzchen wurden dabei das einemal von obenher beleuchtet, das andere Mal seitlich; im letzteren Fall rotierten sie in einer ziemlich bedeutenden Entfernung von der Lichtquelle mit konstanter Schnelligkeit um ihre Achse. Die Resultate waren in beiden Fällen qualitativ dieselben. Die Beleuchtungsdauer variierte in diesen Versuchen zwischen 15 Sekunden und 2½ Stunden, die Lichtstärke zwischen 2,5 und 1000 MK und die Lichtmenge von 60 bis 360000 MKS. Unterhalb 120 MKS war die antitrope Krümmung aber niemals deutlich zu erkennen.

Aus den oben beschriebenen Versuchsreihen geht außerdem hervor, daß die antitrope Krümmung sich in derselben Weise verhält wie die normale Krümmung. Sie tritt ebenso wie diese zuerst an der Spitze hervor und pflanzt sich von dorther zur Basis hin fort. Dabei wird sie ganz wie die normale geotropische Krümmung fortwährend schwächer. Dieser Übereinstimmung ist indessen kein großer Wert beizulegen. Auch andere Krümmungsreaktionen wie z. B. die normale und die antitrope phototropische Krümmung, verlaufen in dieser Weise.

Die Stärke der antitropen Krümmung hängt, wie aus den Versuchsreihen, welche wir jetzt besprechen werden, deutlich hervorgeht, in sehr starkem Grade von der Intensität und von der Dauer der Beleuchtung ab. Wir wenden unsere Aufmerksamkeit zunächst denjenigen Versuchen zu, wo die Keimlinge sofort nach der Beleuchtung horizontal gelegt wurden. In den ersten drei Versuchsreihen wurden die Pflänzchen von oben her mit einer Intensität von 8 MK bestrahlt.

Versuchsreihe B 1. Beleuchtung von oben her mit 8 MK. Nach der Beleuchtung 30 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3½ Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Spitzenabweichung
—	—	3,1 ± 0,53
15 Sekunden	120	0,7 ± 0,44
1 Minute	480	—0,3 ± 0,44
4 Minuten	1920	—0,8 ± 0,45
16 Minuten	7680	—1,0 ± 0,20

Versuchsreihe B 2. Beleuchtung von oben her mit 8 MK. Nach der Beleuchtung 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Spitzenabweichung
—	—	3,4 ± 0,29
75 Sekunden	600	0,8 ± 0,55
150 Sekunden	1200	1,2 ± 0,78
5 Minuten	2400	—1,2 ± 0,55
10 Minuten	4800	—2,2 ± 0,31

Versuchsreihe B 3. Beleuchtung von oben her mit 8 MK. Nach der Beleuchtung 30 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Spitzenabweichung
—	—	6,0 ± 0,52
10 Minuten	4800	—0,7 ± 0,23
1 Stunde	26800	1,8 ± 0,61
2 Stunden	53600	2,7 ± 0,47
3 Stunden	80400	3,8 ± 0,61
4 Stunden	107200	4,1 ± 0,49

Deutlicher als aus obigen Zahlen geht das Resultat dieser drei Versuchsreihen aus unserer Figur 4 hervor. Bevor wir uns darauf aber näher einlassen, müssen wir uns erst einmal mit einer Erscheinung beschäftigen, welche im ersten Momente

vielleicht überraschen dürfte. Wenn wir nämlich die Spitzenabweichungen der unbeleuchteten Kontrollkeimlinge in den verschiedenen Versuchsreihen miteinander vergleichen, so fällt uns sofort auf, daß diese nicht unerhebliche Differenzen zeigen. In der dritten Versuchsreihe ist die Spitzenabweichung z. B. fast zweimal so groß als in der ersten, während die Pflänzchen in beiden Fällen doch gleich lange horizontal lagen. Die Differenz würde vielleicht etwas kleiner ausgefallen sein, wenn man die Krümmung in der ersten Versuchsreihe ebenso wie in der dritten nach 4 Stunden aufgenommen hätte. Auch in diesem Fall würde sie aber, wie aus anderweitigen Erfahrungen

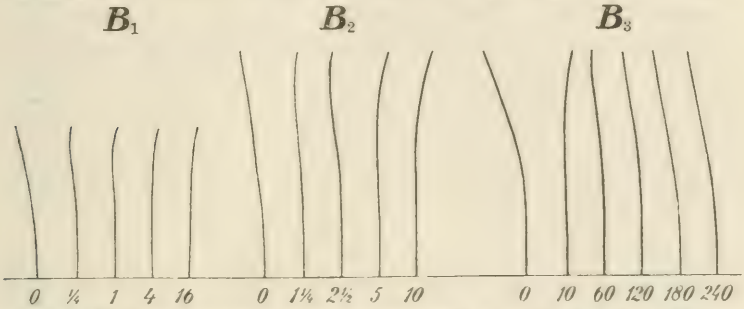


Fig. 4. Die Abhängigkeit der antigeotropischen Krümmung von der Dauer der Beleuchtung bei einer Intensität von 8 MK (Beleuchtung von oben her). Die Beleuchtungszeit ist in Minuten angegeben.

hervorgeht (vgl. weiter unten), ziemlich bedeutend gewesen sein. Die Ursache dieser Variabilität liegt nämlich hauptsächlich in der verschiedenen Länge der benutzten Keimlinge. Die Spitzenabweichung ist anfänglich bei den langen und den kurzen Keimlingen ungefähr gleich groß. Erst wenn die Krümmung sich bis zur Basis hin fortgepflanzt hat, tritt eine deutliche Verschiedenheit hervor. Bei den langen Keimlingen wächst die Spitzenabweichung noch geraume Zeit heran, während sie bei den kurzen jetzt bald ihren höchsten Wert erreicht. Dieser Unterschied liegt somit wohl hauptsächlich in der Länge der krümmungsfähigen Strecke. Diese ist bei den längeren Keimlingen ja immer bedeutend größer als bei den

kürzeren: die Krümmung kann sich bei ihnen somit viel weiter nach unten hin verschieben. Nehmen wir an, daß die Krümmungsstärke sich dabei nicht ändere, so muß die Spitzenabweichung bei ihnen selbstverständlich einen höheren Wert erreichen. Die Krümmungsstärke selbst scheint aber bei den kurzen Keimlingen nicht merkbar kleiner zu sein als bei den langen. Man kann sich hiervon überzeugen, wenn man den langen Keimling der Figur 4 auf transparentes Papier überzeichnet und diese Zeichnung so auf den kurzen Keimling dieser Figur legt, daß die basalen Teile der Krümmungen zusammenfallen; der kurze Keimling wird dann nahezu vollkommen bedeckt. Die Spitzenabweichung ist somit nur dann ein zuverlässiges Maß für die Krümmungsstärke, wenn die benutzten Keimlinge alle gleich lang sind. Das war nun in den Versuchen, welche zur selben Versuchsreihe gehörten, immer der Fall. Hier kann sie somit gute Dienste leisten. Wenn man aber die Versuche, welche verschiedenen Versuchsreihen angehören, miteinander vergleichen will, so muß man sich nach einem andern Maß umsehen.

Kehren wir nach diesem Exkurse wieder zur Betrachtung unserer Figur 4 zurück. Bei den beleuchteten Keimlingen können wir hier fast überall das Vorhandensein einer antitropen Krümmung konstatieren; nur bei Beleuchtungszeiten von 3 und 4 Stunden läßt diese sich nicht ohne weiteres erkennen. Die Größe der antitropen Krümmung steigt bei wachsender Beleuchtungszeit anfänglich rasch heran. Die Zunahme wird aber immer geringer und die antitrope Krümmung erreicht denn auch bald ein Maximum. Darauf geht sie wieder allmählich zurück. Wie lange die Beleuchtung bei dieser Lichtstärke aber fortgesetzt werden muß, damit die antitrope Krümmung ihren maximalen Wert erreicht, geht weder aus den obigen Tabellen noch aus der Figur mit genügender Sicherheit hervor. Wir werden aber, wie aus der folgenden Betrachtung hervorgeht, wohl nicht weit fehlgehen, wenn wir sie auf etwa 10 Minuten einschätzen.

Die Abweichung der Spitze hat sich in der Versuchsreihe B 1 nach einer Beleuchtung von 15 Sekunden um 2,4 mm ± 0,69 mm verringert, nach einer Beleuchtung von einer Minute dagegen um 3,4 mm ± 0,69 mm; in der ersten Viertelminute ist der Einfluß der Beleuchtung somit deutlich stärker als während der darauf folgenden 45 Sekunden. Nach einer Beleuchtung von 4 Minuten hat die Abweichung der Spitze sich um 3,9 mm ± 0,70 mm verringert; hiervon kommt somit 0,5 mm ± 0,64 mm auf Rechnung der letzten drei Minuten, eine Änderung, welche, wie man sieht, innerhalb der Fehlergrenzen liegt. Aus der Versuchsreihe B 2 geht aber hervor, daß eine Beleuchtung von 5 Minuten mehr Einfluß hat als eine Beleuchtung von $1\frac{1}{4}$ Minute: die Differenz beträgt hier nämlich 2,0 mm ± 0,78 mm. Nach einer Beleuchtung von 10 Minuten ist die Abweichung der Spitze in dieser Versuchsreihe vielleicht noch etwas kleiner als nach 5 Minuten. Die Differenz beträgt hier 1,0 mm ± 0,63 mm sie kann somit nicht als vollkommen sichergestellt gelten. Nach einer Beleuchtung von 16 Minuten ist sie, wie aus der Versuchsreihe B 1 hervorgeht, wieder ungefähr ebensogroß als nach der Beleuchtung von 4 Minuten: der Differenz 0,2 mm ± 0,50 mm ist natürlich kein Wert beizulegen. Nach einer einstündigen Beleuchtung zeigt die Abweichung der Spitze sich dann deutlich größer und je länger die Beleuchtung jetzt fortgesetzt wird, um so mehr nähert sie sich wieder der Spitzenabweichung der unbeleuchteten Keimlinge. Doch ist sie bei einer Beleuchtung von 3 oder 4 Stunden noch deutlich schwächer; eine antitrope Krümmung ist hier aber, wie ich schon oben bemerkte, an der Spitze nicht mehr zu erkennen. Noch längere Beleuchtungszeiten sind nicht zulässig, da die Keimlinge dann schon während der Beleuchtung deutlich ergrünen, wodurch das Absorptionsvermögen sich notwendig ändern muß. Auch der Umschwung im Stoffwechsel, welchen die zugleich anfangende Assimilation der Kohlensäure herbeiführen muß, wird hier vielleicht seinen Einfluß bemerkbar machen.

Daß eine längerwährende Beleuchtung die antitrope Krüm-

mung weniger deutlich hervortreten läßt, geht obendrein auch aus den folgenden drei Versuchsreihen hervor.

Versuchsreihe B 4. Beleuchtung von oben her mit 8 MK. Nach der Beleuchtung 30 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Spitzenabweichung
—	—	5,5 ± 0,28
10 Minuten	4800	1,7 ± 0,17
2 Stunden	53600	2,2 ± 0,19

Versuchsreihe B 5. Beleuchtung von oben her mit 8 MK. Nach der Beleuchtung 30 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3½ Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Spitzenabweichung
—	—	3,5 ± 0,29
10 Minuten	4800	0,4 ± 0,31
2 Stunden	53600	2,6 ± 0,19

Versuchsreihe B 6. Beleuchtung von oben her mit 8 MK. Nach der Beleuchtung 30 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3½ Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Spitzenabweichung
—	—	2,8 ± 0,22
10 Minuten	4800	0,2 ± 0,25
2 Stunden	53600	1,3 ± 0,19

Auch hier geht das Resultat wieder deutlicher aus der Figur hervor (Fig. 5). Nach einer Beleuchtung von 10 Minuten sieht man dort überall an der Spitze eine deutliche antitrope Krümmung; nach einer zweistündigen Beleuchtung läßt sich das Vorhandensein einer derartigen Krümmung aber kaum mit Sicherheit nachweisen. Im Vergleich mit den unbeleuchteten

Kontrollkeimlingen zeigen sie sich indessen wohl bedeutend schwächer gekrümmt. Was wir oben über die Krümmungsfähigkeit kurzer und langer Keimlinge bemerkten, finden wir auch hier wieder bestätigt: die langen Keimlinge zeigen eine weit größere Spitzenabweichung als die kurzen.

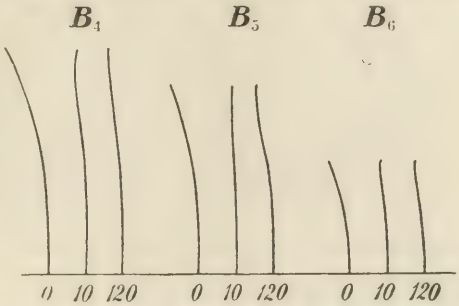


Fig. 5. Die Abhängigkeit der geotropischen Reaktion von der Dauer der Beleuchtung bei einer Intensität von 8 MK (Beleuchtung von oben her). Beleuchtungszeit 10 und 120 Minuten.

Da die Keimlinge in den oben beschriebenen Versuchsreihen immer von oben her beleuchtet wurden und die erhaltenen Resultate streng genommen nur für diese Beleuchtungsart Gültigkeit haben, werde ich zum Vergleich auch die Ergebnisse einiger Versuche mitteilen, worin die Pflänzchen seitlich beleuchtet wurden. Die Keimlinge standen hierbei während der Beleuchtung auf dem Tisch eines Klinostaten mit vertikaler Achse.

Versuchsreihe B 7. Während der Rotation seitlich beleuchtet mit 12½ MK. Nach der Beleuchtung 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Krümmung
—	—	normal
2½ Minuten	1875	stark antitrop
5 Minuten	3750	stark antitrop
10 Minuten	7500	stark antitrop
20 Minuten	15000	stark antitrop

Die Resultate dieser Versuchsreihe stimmen sehr gut mit denjenigen der Versuchsreihen B 1 und B 2 überein. Das ist zunächst wohl merkwürdig, denn an denjenigen Stellen, wo

bei der seitlichen Beleuchtung der größte Teil der Lichtmenge absorbiert wird, herrscht bei einer Bestrahlung von oben her nahezu vollständige Finsternis, während umgekehrt bei einer Beleuchtung von oben her die stärkste Konzentration des Lichtes dort gefunden wird, wo dieses bei der seitlichen Beleuchtung am wenigsten durchdringt. Die hier vorgefundene Übereinstimmung im Verhalten der seitlich und von oben her beleuchteten Pflänzchen soll uns deshalb als eine Anzeige dafür gelten, daß die Empfindlichkeit der äußersten Spitze sich nicht wesentlich von derjenigen der anschließenden Zonen unterscheidet.

In den Versuchsreihen, welche wir jetzt etwas näher betrachten wollen, wurden die Keimlinge mit Licht von weit stärkerer Intensität bestrahlt.

Versuchsreihe B 8. Während der Rotation seitlich beleuchtet mit 250 MK. Nach der Beleuchtung 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Krümmung
—	—	normal
1 Sekunde	250	sehr schwach antitrop
2 Sekunden	500	schwach antitrop
4 Sekunden	1000	ziemlich stark antitrop
8 Sekunden	2000	stark antitrop
16 Sekunden	4000	stark antitrop

Versuchsreihe B 9. Während der Rotation seitlich beleuchtet mit 250 MK. Nach der Beleuchtung 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Krümmung
—	—	normal
30 Sekunden	7500	stark antitrop
1 Minute	15000	stark antitrop
2 Minuten	30000	antitrop
4 Minuten	60000	schwach antitrop

Versuchsreihe B 10. Während der Rotation seitlich beleuchtet mit 250 MK. Nach der Beleuchtung 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Krümmung
—	—	normal
2½ Minuten	37500	antitrop
5 Minuten	75000	schwach anittrop
10 Minuten	150000	zweifelhaft antitrop
20 Minuten	300000	nicht antitrop

Versuchsreihe B 11. Während der Rotation seitlich beleuchtet mit 1000 MK. Nach der Beleuchtung 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Krümmung
—	—	normal
22½ Sekunden	22500	ziemlich stark antitrop
45 Sekunden	45000	antitrop
1½ Minuten	90000	schwach antitrop
3 Minuten	180000	zweifelhaft antitrop
6 Minuten	360000	nicht antitrop

Wenn wir die Ergebnisse der letzten vier Versuchsreihen mit denjenigen der Versuchsreihen B 1, B 2, B 3 und B 7 vergleichen, so fällt uns sofort eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung auf: der Einfluß der Beleuchtung zeigt sich bei den hohen Intensitäten, wenigstens solange die Lichtmenge ein gewisses Maß (etwa 7500 MKS) nicht überschreitet, nicht deutlich anders als bei den niedrigen Intensitäten. Unterhalb dieser Grenze können wir den Einfluß der Beleuchtung somit als eine Funktion der Lichtmenge betrachten. Inwieweit dieser Satz aber auch Gültigkeit hat für größere Lichtmengen läßt sich vorderhand noch nicht entscheiden. Wir werden aber bald

sehen, daß man bei den länger währenden Beleuchtungen den Zeitfaktor nicht vernachlässigen darf.

Daß eine antigeotropische Krümmung auch auftritt, wenn die Pflänzchen nicht vorher, sondern während ihres Aufenthalts in der Horizontallage beleuchtet werden, geht aus der folgenden Versuchsreihe hervor.

Versuchsreihe C 1. Die Pflänzchen wurden während eines Aufenthalts von 30 Minuten in der Horizontallage durch eine Lampe, welche sich in der Verlängerung ihrer longitudinalen Achse befand, bestrahlt. Die Aufnahme geschah nach einer Rotation von 3¼ Stunden.

Intensität	Produkt MKS	Spitzenabweichung
20 MK	36000	—1,0
10 MK	18000	—1,0
5 MK	9000	—0,2
2½ MK	4500	0,4

Das Ergebnis dieser Versuche kann uns kaum befremden. Die Pflänzchen geraten ja schon sehr bald nach dem Anfang der Beleuchtung in derselben Lage als Pflänzchen, welche vorher in der Vertikallage von oben her beleuchtet wurden. Sie werden somit auch eine ähnliche Reaktionsart zeigen müssen.

In einigen Versuchen wurde der Einfluß einer nachträglichen Beleuchtung studiert. Die Keimlinge wurden dazu sofort nach ihrem Aufenthalt in der Horizontallage bestrahlt. Die Beleuchtung geschah dabei entweder von oben her oder seitlich: im letzteren Falle standen die Gefäße auf einem Klinostaten mit vertikaler Achse. Die Keimlinge waren während der Beleuchtung noch vollkommen gerade, so daß die auftretenden Gegenkrümmungen nicht auf eine ungleichseitige Einwirkung des Lichtes zurückgeführt werden können. Eine eventuell schon vorhandene Deformation der äußersten Spitze, welche sich der direkten Wahrnehmung noch entzieht, könnte vielleicht eine sehr geringe Abweichung herbeiführen: diese würde aber jedenfalls wohl innerhalb der Fehlergrenzen bleiben.

Versuchsreihe D 1. Vor oder nach einem Aufenthalt in der Horizontallage, welcher 20 Minuten dauerte, während 10 Minuten von oben her mit 8 MK bestrahlt (Produkt 4800 MKS). Kontrollkeimlinge unbeleuchtet. Nach der Beleuchtung und dem Aufenthalt in der Horizontallage auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

Unbeleuchtet	$1{,}3 \pm 0{,}15$
Vorbeleuchtet	$-2{,}2 \pm 0{,}34$
Nachbeleuchtet	$-1{,}6 \pm 0{,}38$

Versuchsreihe D 2. Vor oder nach einem Aufenthalt in der Horizontallage, welcher 15 Minuten dauerte, während ½ Minute auf dem Klinostaten seitlich mit 250 MK bestrahlt (Produkt 7500 MKS). Kontrollkeimlinge unbeleuchtet. Nach der Beleuchtung und dem Aufenthalt in der Horizontallage auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

Unbeleuchtet	normal
Vorbeleuchtet	stark antitrop
Nachbeleuchtet	antitrop

Wir sehen hier somit, daß auch eine nachträgliche Beleuchtung eine antigeotropische Krümmung hervorrufen kann. Diese bleibt aber vielleicht in Stärke hinter den Krümmungen, welche bei vorbeleuchteten Keimlingen wahrgenommen werden, zurück.

Da eine Beleuchtung unmittelbar vor oder nach dem Aufenthalt in der Horizontallage somit ebensogut eine antigeotropische Krümmung hervorruft wie eine Beleuchtung in der Horizontallage, so fragt es sich, ob diese Krümmung vielleicht auch hervortreten werde, wenn zwischen der Beleuchtung und dem Aufenthalt in der Horizontallage eine gewisse Zeit verlaufe. Die folgenden Versuchsreihen sollen darüber Aufschluß geben. Diejenigen, welche mit dem Buchstaben F bezeichnet sind, beziehen sich auf Beleuchtungen, welche dem Aufenthalt in der Horizontallage vorangehen, während in der Versuchsreihe G 1 die Beleuchtung erst einige Zeit nach dem Aufenthalt

in der Horizontallage stattfindet. Im letzteren Fall ist die geotropische Krümmung in dem Momente, worin die Beleuchtung anfängt, schon mehr oder weniger weit vorgeschritten. Eine Beleuchtung von oben her würde hier deshalb eine rein phototropische Krümmung, welche sich in keinerlei Hinsicht von der antigeotropischen Krümmung unterschiede, hervorrufen, und ist somit nicht zulässig. Bei einer seitlichen Beleuchtung auf dem Klinostaten ist das Auftreten einer solchen Krümmung weniger zu befürchten. Ganz einwandfrei ist auch diese Methode nicht, da die konvexe Seite der Krümmung ja infolge seiner größeren Oberfläche etwas mehr Licht empfangen muß; die äußerste Spitze, welche die empfindlichste Stelle der Koleoptile ist, wird an dieser Seite aber etwas weniger stark beleuchtet.

Versuchsreihe F 1. Während 10 Minuten von oben her mit 8 MK beleuchtet. Nach der Beleuchtung 0 bis 30 Minuten vertikal. Darauf während 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

Sofort horizontal	—2,2 ± 0,34
Nach 10 Minuten horizontal	—1,1 ± 0,22
Nach 20 Minuten horizontal	—0,5 ± 0,26
Nach 30 Minuten horizontal	0,1 ± 0,12
Unbeleuchtet	1,3 ± 0,15

Versuchsreihe F 2. Während 10 Minuten von oben her mit 8 MK beleuchtet. Nach der Beleuchtung 0 bis 60 Minuten vertikal. Darauf während 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

Sofort horizontal	—1,5 ± 0,37
Nach 10 Minuten horizontal	—0,9 ± 0,36
Nach 20 Minuten horizontal	—0,2 ± 0,25
Nach 30 Minuten horizontal	0,1 ± 0,22
Nach 60 Minuten horizontal	0,5 ± 0,23
Unbeleuchtet	1,5 ± 0,33

Versuchsreihe G 1. Während 15 Minuten in der Horizontallage. Sodann 0 bis 45 Minuten vertikal. Darauf während ½ Minute auf dem Klinostaten mit 250 MK beleuchtet. Nach der Beleuchtung wird die Achse des Klinostaten horizontal gelegt. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

Sofort beleuchtet	antitrop
Nach 15 Minuten beleuchtet	nicht antitrop
Nach 30 Minuten beleuchtet	nicht antitrop
Nach 45 Minuten beleuchtet	nicht antitrop

Bei den nachträglich beleuchteten Keimlingen darf zwischen dem Aufenthalt in der Horizontallage und der Beleuchtung so-

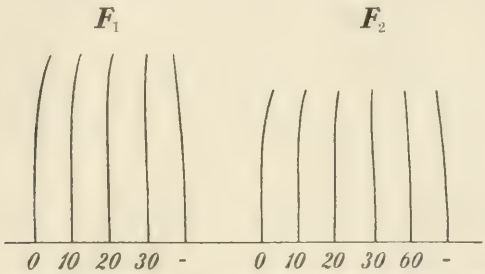


Fig. 6. Während 10 Minuten von oben her mit 8 MK beleuchtet. Nach 0, 10, 20, 30 oder 60 Minuten horizontal. 20 Minuten in der Horizontallage —, unbeleuchtete Kontrollpflänzchen.

mit nur sehr wenig Zeit verlaufen: wird die Beleuchtung eine Viertelstunde aufgeschoben, so läßt die antigeotropische Krümmung sich schon nicht mehr einwandfrei nachweisen. Wenn die Beleuchtung dem Aufenthalt in der Horizontallage vorangeht, so darf wohl etwas mehr Zeit zwischen beiden verlaufen: je länger die Pflänzchen aber nach der Beleuchtung vertikal stehen, um so schwerer fällt es, das Vorhandensein der antigeotropischen Krümmung zu erkennen.

Das Resultat der Versuchsreihen F 1 und F 2 findet man außerdem in der Fig. 6 wiedergegeben. Bei einer näheren

Betrachtung dieser Figur, besonders bei einer Vergleichung mit der Fig. 4, welche ebenfalls die Resultate einer Vorbeleuchtung mit 8 MK darstellt, fällt es auf, daß die Keimlinge ziemlich bedeutende Verschiedenheiten in der Form der Krümmung hervortreten lassen. Wurden sie sofort nach der Beleuchtung horizontal gelegt, so zeigen sie immer zwei entgegengesetzte Krümmungen, deren Maxima ziemlich weit auseinander liegen. Diese S-förmige Biegung kann nun zwar auch auftreten, wenn die Keimlinge erst während einiger Zeit vertikal standen: sie ist in diesem Fall aber stets weniger deutlich. Die beiden Krümmungen liegen hier nämlich dichter beieinander und treten überdem weniger stark hervor: die obere Krümmung ist im allgemeinen selbst bedeutend schwächer.

Eine nähere Betrachtung lehrt, daß die Stelle, wo die antitrope Krümmung zuerst sichtbar wird, um so weiter von der Spitze entfernt liegt und daß diese Krümmung um so schwächer ist, je mehr Zeit zwischen der Beleuchtung und dem Aufenthalt in der Horizontallage verlaufen ist. Je weiter die Zone, worin die antitrope Krümmung zuerst auftreten soll, nun aber von der Spitze entfernt liegt, um so dichter liegt sie dem Maximum der normalen Krümmung und um so stärker ist somit die Krümmung in entgegengesetztem Sinne, welche sie überwinden muß, bevor sie öffentlich zutage treten kann. Da sie selbst außerdem zugleich schwächer wird, ist sie schon in ziemlich geringer Entfernung von der Spitze dazu nicht mehr imstande: ihre Anwesenheit läßt sich dann allein in einer mehr oder weniger ansehnlichen Abschwächung und Deformierung der normalen Krümmung erkennen.

Die Resultate dieser Versuchsreihen sind besonders von Bedeutung für die Beurteilung der Krümmungen, welche nach einer Vorbeleuchtung von längerer Dauer hervortreten. Eine Beleuchtung solcher Art kann man sich ja zusammengesetzt denken aus aufeinander folgenden Beleuchtungen von kürzerer Dauer, wovon die ersteren somit mehr oder weniger lange vor dem Aufenthalt in der Horizontallage stattfinden. Diese sind

also den Beleuchtungen, deren Einfluß wir oben kennen lernten, direkt vergleichbar. Es läßt sich also vermuten, daß die antitrope Krümmung in diesem Fall schwächer als sonst sein wird und daß sie sich zugleich über eine größere Strecke ausdehnen werde. Von einem solchen Verhalten finden sich in meinen Versuchen wohl Andeutungen; zu einer einwandfreien Beweisführung reicht das vorhandene Material aber nicht aus.

Zusammenfassung.

1. Wenn die Keimlinge von *Avena* vor ihrem Aufenthalt in der Horizontallage während einiger Zeit beleuchtet werden, so wird die normale geotropische Krümmung durch eine antitrope Krümmung gefolgt. Dasselbe Verhalten findet man, wenn die Beleuchtung während des Aufenthaltes in der Horizontallage oder unmittelbar nachher stattfindet. Zur Unterscheidung von anderen antigeotropischen Krümmungen deuten wir diese als die photogene antigeotropische Krümmung an.

2. Sind die Keimlinge unmittelbar vor dem Aufenthalt in der Horizontallage beleuchtet worden, so wird die antitrope Krümmung zuerst an der Spitze sichtbar und pflanzt sich dann von dorther zur Basis hin fort. Sie zeigt in diesem Fall somit denselben Verlauf wie die normale geotropische, die normale phototropische und die antiphototropische Krümmung.

3. Werden die Pflänzchen nicht sofort nach der Beleuchtung horizontal gelegt, so zeigt die antitrope Krümmung sich nicht an der Spitze, sondern an einer Stelle, welche um so weiter von der Spitze entfernt liegt, je mehr Zeit zwischen der Beleuchtung und dem Aufenthalt in der Horizontallage verlaufen ist; die Krümmungsstärke ist zugleich um so geringer. Auch in diesem Fall verschiebt die Krümmung sich mit der Zeit zur Basis hin.

4. Die Größe der photogenen antigeotropischen Krümmung hängt in starkem Grade von der Dauer und der Intensität der Beleuchtung ab. Soweit unsere Erfahrung geht, kann sie als eine Funktion der Lichtmenge betrachtet werden. Die graphi-

sche Darstellung dieser Beziehung bildet eine Optimumkurve. Es wurde aber im Zusammenhang mit den unter 3 verzeichneten Resultaten darauf hingewiesen, daß bei einer lange währenden Beleuchtung mit schwachem Licht die Stärke der antitropen Krümmung hinter der Erwartung zurückbleiben muß.

—

Nähere Betrachtungen über die antigeotropische Krümmung beleuchteter Keimlinge.

Die Untersuchungen über den Phototropismus und die Photowachstumsreaktion haben uns gezeigt, daß in der Pflanze ein lichtempfindliches System vorhanden sein muß, dessen jeweiliger Zustand für die Schnelligkeit des Wachstums von ausschlaggebender Bedeutung ist. In meiner „Theorie des Phototropismus" wurde dieses System einer näheren Betrachtung unterworfen. Es wurde darauf hingewiesen, daß das lichtempfindliche Organ nicht als Ganzes reagiert, sondern daß darin eine mehr oder weniger bedeutende Zahl selbständig reagierender Teile, welche von mir mit dem Namen Phototroponen belegt wurden, vorhanden sein muß. In diesen Phototroponen sind dann die lichtempfindlichen Teilchen enthalten, welche durch die Beleuchtung vernichtet oder verdrängt werden und welche sich darauf, wie wir annehmen müssen, im Stoffwechsel aufs neue bilden. Unter der weiteren Annahme, daß die Wachstumsschnelligkeit durch die Zahl dieser Teilchen bedingt wird (sei es auch, daß die betreffende Schnelligkeit sich immer erst nach Ablauf einer bestimmten Zeit zeigt), konnten wir dann alle bis jetzt beobachteten Erscheinungen zur Genüge erklären. Da es sich nun bei den Änderungen, welche die Beleuchtung in der geotropischen Reaktion hervorruft, ebenfalls um Änderungen der Wachstumsschnelligkeit handelt, ist es nicht unwahrscheinlich, daß diese Teilchen auch hier eine Rolle spielen. Es wird somit unsere nächste Aufgabe sein, nachzusehen, ob die Änderung der geotropischen Reaktion sich tat-

sächlich aus den Änderungen, welche die Beleuchtung in der Wachstumsschnelligkeit hervorruft, erklären läßt. Die hierzu erforderlichen Daten entnehme ich meiner „Theorie des Phototropismus".

Auf welche Weise die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen sich während der Beleuchtung ändern wird, läßt sich mit Hilfe der beiden Kurven, welche man in der Fig. 4 der genannten Abhandlung nebeneinander dargestellt findet, ziemlich genau bestimmen. Für Beleuchtungen mit 5,5, 12,1, 25 und 100 MK kann man es auch ohne weiteres der Fig. 1 entnehmen. Mit Hilfe der Fig. 4 läßt sich ebenfalls leicht nachgehen, auf welche Weise die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen nach Ablauf der Beleuchtung wieder heranwächst. Genauere Bestimmungen sind indessen für unseren Zweck überflüssig. Es genügt uns, zu wissen, daß die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen während der Beleuchtung mehr oder weniger schnell abnimmt und daß sie nach Ablauf der Beleuchtung wieder langsam zu ihrem ursprünglichen Wert zurückkehrt.

Betrachten wir nun zunächst den Fall, daß die Pflänzchen sofort nach der Beleuchtung horizontal gelegt werden. Während der Periode, worin die Krümmung anwächst, ist die Wachstumsschnelligkeit dann in mehr oder weniger erheblichem Grade herabgesetzt. Da sie aber nicht auf diesem niedrigen Wert stehen bleibt, muß sie in der Periode, worin sonst der Ausgleich der Krümmung stattfindet, wieder größer sein. Welchen Einfluß wird diese Änderung der Wachstumsschnelligkeit nun auf den Ablauf dieser Prozesse ausüben? Um diese Frage zu beantworten, müssen wir die geotropische Reaktion erst etwas näher analysieren.

Da der hemmende Einfluß, welchen die longitudinale Komponente der Schwerkraft auf das Wachstum ausübt, infolge des Aufenthalts in der Horizontallage für einige Zeit teilweise aufgehoben ist, wird die Wachstumsschnelligkeit in der Periode, worin die Krümmung zustande kommt, eine geringe Beschleunigung erfahren. Da diese indessen nur wenig zu bedeuten hat,

werden wir sie hier der Einfachheit halber vernachlässigen und das Gesamtwachstum während dieser Periode somit als ungeändert betrachten. Dann muß der Wachstumsbeschleunigung, welche während des Anwachsens der Krümmung an der Unterseite auftritt, aber auch notwendig eine gleich starke Wachstumshemmung an der Oberseite gegenüberstehen. Wird das Pflänzchen nach seinem Aufenthalt in der Horizontallage wieder einfach vertikal gestellt, so kehrt die Wachstumsschnelligkeit nach einiger Zeit wieder an beiden Seiten zu ihrem ursprünglichen Wert zurück. Kommt das Pflänzchen auf den Klinostaten, so wird die Wachstumsschnelligkeit zwar an beiden Seiten periodischen Schwankungen unterworfen sein, im Mittel wird sie aber ebenfalls der ursprünglichen Schnelligkeit gleich sein. Durch das Fortschreiten des Wachstums wird der Krümmungsbogen sich dann naturgemäß abflachen müssen. Dadurch kann eine schwache Krümmung für das unbewaffnete Auge wohl unsichtbar werden; das ziemlich schnelle Verschwinden einer stärkeren Krümmung läßt sich aber auf diesem Wege nicht verstehen. Hier muß somit noch ein anderer Faktor im Spiel sein und diesen hat man gewöhnlich in dem sogenannten Autotropismus gefunden. Meines Erachtens kann man diesen Begriff, woran bis jetzt keine klare Vorstellungen verbunden wurden, indessen sehr gut entbehren.

Es kommt mir vor, daß wir den Ausgleich der Krümmung in den höheren Zonen nicht nur hier, sondern auch bei anderen Krümmungsreaktionen, welche auf einer ähnlichen Weise verlaufen, in Zusammenhang mit der Reizleitung betrachten müssen. Ich gründe das darauf, daß der Ausgleich der Krümmung in einer höheren Zone in all diesen Fällen mit einem Anwachsen der Krümmung in der anschließenden tieferen Zone zusammengeht. Auf diese Weise verschiebt die Krümmung sich stets mehr basalwärts, bis sie schließlich in der Zone, welche an den ausgewachsenen Basalteil grenzt, durch das Erlöschen des Wachstums fixiert wird. Ich stelle mir nun vor, daß zwischen einer gekrümmten Zone und den noch wachsenden, weniger

stark oder gar nicht gekrümmten Zonen, welche basalwärts dabei anschließen, ein Austausch von Stoffen, von denen ein hemmender oder beschleunigender Einfluß auf das Wachstum ausgeht, stattfindet. Der Transport dieser Stoffe muß dann, wie aus den bekannten Befunden von Boysen Jensen und Arpad Paàl hervorgeht, auf dem Wege der Diffusion und hauptsächlich in longitudinaler Richtung vor sich gehen. Es würde mich zu weit führen, diese Auffassung hier in Besonderheiten auszuarbeiten[1]; trifft sie aber das Richtige, so hat man hier einen Prozeß vor sich, der auf einen vollkommenen Ausgleich jedweder Krümmung, welche noch nicht durch das Erlöschen des Wachstums fixiert ist, hinzielt. Eine antitrope Krümmung kann auf diese Weise somit nicht zustande kommen. Die Erklärung dieser Erscheinung müssen wir anderswo suchen.

Wir müssen jetzt somit wieder zu den Änderungen, welche der Aufenthalt in der Horizontallage und die Rückkehr in den Vertikalstand oder eventuell die Rotation um die horizontale Klinostatenachse in der Wachstumsschnelligkeit hervorrufen, zurückkehren. Beachten wir nun, daß die Tendenz zur Bildung einer Krümmung bei einer etiolierten Pflanze schließlich schwindet, indem die Wachstumsschnelligkeit im Vertikalstand oder auf dem Klinostaten wieder an beiden Seiten zum ursprüng-

[1] Ich möchte hier noch einmal darauf hinweisen, daß es meines Erachtens somit keine spezifisch phototropische und keine spezifisch geotropische Reizleitung gibt. Der einzige Grund, welcher bis jetzt für die Existenz einer spezifisch phototropischen Reizleitung angeführt wurde, das Verhalten der Keimlinge der Paniceen, wo eine Beleuchtung der Spitze eine Krümmung des Basalteils hervorruft, kann keineswegs als zwingend betrachtet werden. Es wäre sehr gut möglich, daß hier doch in der Spitze eine Krümmung aufträte, daß diese aber dem unbewaffneten Auge unsichtbar bliebe, indem sie sich so schnell basalwärts verschöbe, daß von einer einigermaßen beträchtlichen Summation in der Spitze nicht die Rede sein könnte. Einer Summation im Basalteil stände aber nichts im Wege und hier könnte sich somit sehr gut eine Krümmung bilden, welche dem unbewaffneten Auge sichtbar wäre. Diese Auffassung findet eine Stütze in der Tatsache, daß diese Krümmung nur bei langwährenden Beleuchtungen auftritt, also unter Umständen, welche einer Summation im Basalteil besonders günstig sind.

lichen Wert zurückkehrt, so liegt der Schluß uns nahe, daß sie bei den beleuchteten Keimlingen nicht sofort an beiden Seiten denselben Wert erreicht, sondern daß sie an der ursprünglichen Oberseite zunächst zu einem Wert ansteigt, welcher höher ist als derjenige, bis zu welchem sie in der Unterseite herabsinkt. Es kommt mir vor, daß dieses Verhalten sich am einfachsten verstehen läßt, wenn wir annehmen, daß an der Schnelligkeit der Zunahme gewisse Grenzen gesetzt sind. Man sollte erwarten, daß die Zunahme der Wachstumsschnelligkeit an der Unterseite sich aus der Zunahme, welche das Wachstum auch sonst nach dem Aufhören der Beleuchtung erfährt, und der Zunahme, welche bei einer unbeleuchteten Pflanze infolge des Aufenthalts in der Horizontallage an dieser Seite auftritt, durch eine einfache Addition berechnen lassen würde. Wenn obige Annahme nun aber richtig ist, könnte die Zunahme sehr gut kleiner ausfallen: die Wachstumsschnelligkeit würde dann somit an dieser Seite hinter der Erwartung zurückbleiben. An der Oberseite würde die Abnahme der Wachstumsschnelligkeit sich dagegen durch Substraktion aus der Abnahme, welche das Wachstum einer unbeleuchteten Pflanze infolge ihres Aufenthalts in der Horizontallage an dieser Seite erfährt, und der Zunahme, welche es bei einer beleuchteten aber nicht horizontal gelegten Pflanze zeigt, ohne weiteres berechnen lassen. Wenn das Pflänzchen nun vertikal gestellt wird, so würde die Wachstumsschnelligkeit an der Oberseite selbstverständlich zum selben Wert, welchen sie bei der beleuchteten, aber nicht horizontal gelegten Pflanze hat, heranwachsen, an der Unterseite würde sie aber rasch unterhalb dieses Wertes, wovon sie hier ja weniger weit entfernt wäre, als man erwartet haben würde, herabsinken müssen. Hiermit wären dann die Bedingungen für die Bildung einer antitropen Krümmung verwirklicht. Erst nach und nach würde die Wachstumsschnelligkeit an der Unterseite dann wieder heransteigen und damit würden die Bedingungen für ein weiteres Anwachsen der antitropen Krümmung verschwinden. Sie würde sich dann in der betreffenden Zone auf der gewöhnten

Weise ausgleichen müssen, sich zugleich aber basalwärts verschieben.

Die Figuren 7 und 8 dienen zur Verdeutlichung der hier vorgetragenen Auffassung. Fig. 7 soll die geotropische Reaktion einer etiolierten Pflanze darstellen. Auf die Abszisse ist die Zeit abgetragen, auf die Ordinate die Wachstumsschnelligkeit; die ausgezogene Linie stellt die Wachtumsschnelligkeit der Unterseite, die punktierte Linie diejenige der Oberseite dar.

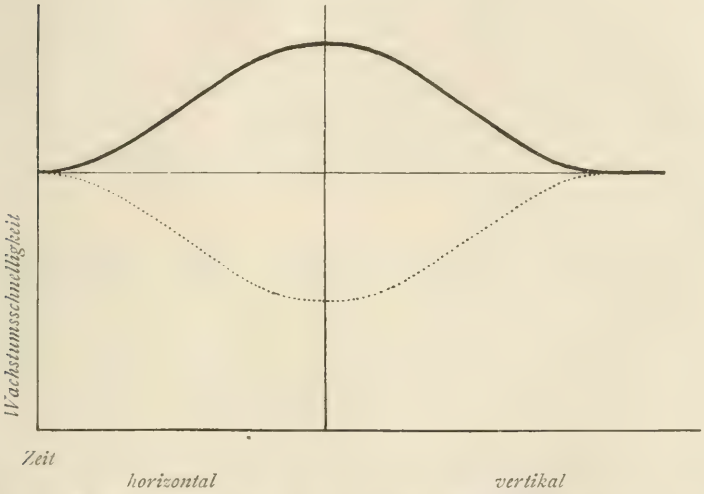


Fig. 7. Geotropische Reaktion einer etiolierten Pflanze. Erklärung im Text.

Die Oberfläche, welche zwischen diesen beiden Kurven eingeschlossen ist, muß somit ein Maß für die Stärke der Krümmung sein. Die Werte der Ordinaten sind ziemlich willkürlich gewählt: einwandfreie Daten über den Verlauf der geotropischen Reaktion stehen uns leider noch immer nicht zur Verfügung. In der Figur wurde aber dasjenige, was wir hiervon wissen, zum Ausdruck gebracht. Wir sehen dort, daß die Schnelligkeit, womit die Krümmung anwächst, zunächst langsam, dann schneller und endlich, wenn der Einfluß des Ausgleichsbestrebens sich bemerkbar zu machen anfängt, wieder

langsamer zunimmt[1]. Auch wenn die Pflanze wieder vertikal gestellt ist, muß die Krümmung zunächst noch ein wenig anwachsen; die Zunahme wird aber immer kleiner und schwindet zuletzt gänzlich. Mit dem Einfluß des Ausgleichsbestrebens wurde hier keine Rechnung gehalten, da es nach dem oben Gesagten in der Richtung der Krümmung ja keine Änderung hervorrufen kann und seine Berücksichtigung der Übersichtlichkeit in diesem Teil der Figur nur schaden würde. Wollte man ihm aber Rechnung tragen, so hätte man die Neigung der beiden Linien nur in gleichem Grade zu vergrößern, die Linien selbst jenseits ihres Schnittpunktes noch eine Strecke weit zu verlängern und sie dann mit einem schwachen Bogen zur Horizontale zurückkehren zu lassen. Dabei müßten sie eine Oberfläche einschließen, welche genau ebensogroß wäre wie die Oberfläche, welche zwischen den vorderen Stücken der Kurven liegen würde.

In der Fig. 8 wurde das Verhalten eines vorbeleuchteten Keimlings dargestellt. Auch hier bezieht die ausgezogene Kurve sich auf das Wachstum der Unterseite, die punktierte sich auf dasjenige der Oberseite. Die dünne Linie, welche zwischen den beiden Kurven verläuft, stellt hier aber nicht wie in der vorigen Figur die mittlere Wachtumsschnelligkeit dar, sondern die Wachstumsschnelligkeit einer zur gleichen Zeit beleuchteten Kontrollpflanze, welche nicht horizontal gelegt wurde. Man sieht in der Figur, wie die Wachtumsschnelligkeit, welche anfangs natürlich geringer ist als in der Fig. 7, allmählich größer wird. An der Unterseite nimmt sie aber nicht so stark zu, wie man erwarten würde (man erkennt das daran, daß die Entfernung von der dünneren Linie hier kleiner

[1] Bei einem länger währenden Aufenthalt in der Horizontallage muß die Krümmungsschnelligkeit hierdurch schließlich konstant werden. Das das wirklich zutrifft, geht aus den Befunden von Tröndle und Lundegårdh hervor und läßt sich überdem (man vergleiche dazu die Betrachtungen im ersten Paragraphen) aus den bekannten Kompensationsversuchen Guttenbergs leicht ableiten.

ist als in der vorigen Figur) und deshalb muß sie hier auch, wenn die Pflanze vertikal gestellt wird, unterhalb der dünneren Linie herabsinken. An der Oberseite aber, wo sie sich fortwährend in der richtigen Entfernung von der dünneren Linie gefunden hat, steigt sie nach der Rückkehr in den Vertikalstand allmählich zu dieser Linie heran. Sie wird somit größer als an der Unterseite und da die vorhandene Krümmung inzwischen ausgeglichen wird, kann die antitrope Krümmung schließlich hervortreten. Auch hier wurde der Einfluß des

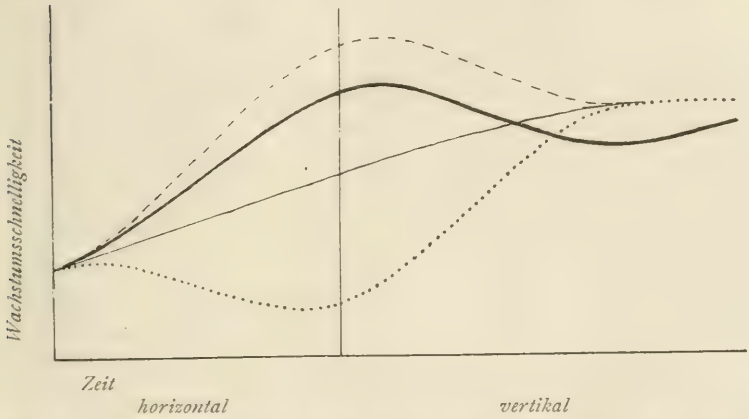


Fig. 8. Geotropische Reaktion einer vorbeleuchteten Pflanze. Die gestrichelte Linie gibt an wie die Wachstumsschnelligkeit an der Unterseite zugenommen haben würde, wenn der Zunahme keine Grenze gestellt wäre.

Ausgleichsbestrebens der Übersichtlichkeit wegen in der Figur vernachlässigt. Wollte man ihn eintragen, so müßte man in derselben Weise wie oben eine zweite Oberfläche konstruieren, welche nun aber etwas größer ausfallen müßte als die erste und deshalb noch von einer dritten Oberfläche gefolgt werden müßte, welche ebensogroß wäre wie die Differenz der beiden andern Oberflächen.

Bei der hier gegebenen Erklärung ist es somit nicht die Herabsetzung des Wachstums, welche das Auftreten der antigeotropischen Krümmung möglich macht, sondern es ist die

Zunahme der Wachstumsschnelligkeit nach dem Aufhören der Beleuchtung, welche als der ausschlaggebende Faktor betrachtet werden muß. Ist das richtig, so wird diese Krümmung nicht auftreten können, wenn die Herabsetzung der Wachstumsschnelligkeit nicht von einer Zunahme gefolgt wird. Um diesen Zustand zu erhalten, muß man die Beleuchtung auch während des Aufenthalts in der Horizontallage und noch geraume Zeit nachher mit derselben Intensität fortsetzen. Die Ausführung solcher Versuche bringt einige Schwierigkeiten mit. Da wir uns für die Beleuchtung in der Horizontallage am besten einer Lichtquelle, welche in der Verlängerung der Keimlinge aufgestellt ist, bedienen, müssen wir diese Beleuchtungsart natürlich auch in der vorhergehenden und in der nachfolgenden Periode anwenden und da die Keimlinge, damit keine geotropischen Rückkrümmungen auftreten können, jedenfalls nach dem Aufenthalt in der Horizontallage auf den Klinostaten gebracht werden müssen, eignet es sich am meisten, wenn man sie schon beim Anfang des Versuchs darauf hinstellt: für die Induktion der geotropischen Krümmung hat man dann nichts anderes zu tun, als die Bewegung des Klinostaten einige Zeit anzuhalten. Eine Schwierigkeit, welche sich leider nicht umgehen läßt, liegt darin, daß die Beleuchtung nach dem Auftreten der geotropischen Krümmung nicht mehr als allseitig gleich stark gelten kann: die konvexe Seite empfängt ja mehr Licht als die konkave Seite. Hierdurch könnte vielleicht eine phototropische Krümmung entstehen, welche sich in nichts von einer antigeotropischen Krümmung unterscheiden würde: in meinen Versuchen, worin Lichtintensitäten von 12,5 MK und 100 MK zur Verwendung kamen, war aber 2½ Stunde nach dem Aufenthalt in der Horizontallage noch keine Spur einer solchen Krümmung zu erkennen. (Bei Keimlingen, welche fortwährend dem diffusen Tageslicht ausgesetzt sind, bleibt das Auftreten der antitropen Krümmung ebenfalls aus). Der Ausfall dieser Versuche kann somit als eine Stütze für unsere Auffassung betrachtet werden.

Zusammenfassend können wir sagen, daß die photogene, antigeotropische Krümmung sich nicht aus der Herabsetzung des Wachstums infolge der Beleuchtung, sondern aus der Zunahme der Wachstumsschnelligkeit, welche nach dem Aufhören der Beleuchtung eintritt, erklären läßt. Wir müssen dabei aber annehmen, daß der Schnelligkeit dieser Zunahme gewisse Grenzen gesetzt sind.

Der Einfluß einer einseitigen Beleuchtung.

Es ist jetzt, nachdem wir unsere Untersuchungen über den Einfluß, welche eine allseitige Beleuchtung auf die geotropische Reaktion ausübt, zum Abschluß gebracht haben, an der Zeit einmal nachzusehen, ob die Erscheinungen, welche bei einer einseitig beleuchteten Pflanze nach ihrem Aufenthalt in der Horizontallage auftreten, sich mit Hilfe der erhaltenen Resultate erklären lassen.

Da wir bei unseren Untersuchungen über den Einfluß der allseitigen Beleuchtung nun gefunden haben, daß eine kleine Lichtmenge die geotropische Reaktion nicht merkbar beeinflußt, werden wir bei der Verwendung einer schwachen einseitigen Beleuchtung erwarten müssen, daß die Änderung des Wachstums, welche dadurch hervorgerufen wird, sich ohne weiteres mit der Wachtumsänderung, welche infolge des Aufenthalts in der Horizontallage auftritt, kombinieren wird. Wären die Krümmungen, welche diese Wachstumsänderungen jede für sich hervorgerufen haben würden, in derselben Ebene aufgetreten, so muß die Krümmung, welche jetzt infolge ihrer Kombination auftritt, selbstverständlich ebenfalls in dieser Ebene liegen; ihre Größe wird außerdem, wenigstens wenn die Krümmungen jede für sich nicht zu stark gewesen wären, je nachdem sie in derselben oder in entgegengesetzter Richtung aufgetreten sein würden, ihrer Summe oder ihrer Differenz gleich sein müssen. Das trifft nun, wie ich in meiner vorläufigen Mitteilung bereits zeigen konnte, tatsächlich zu.

Dieses Ergebnis ist scheinbar im Widerspruch mit einem Resultate, das früher von Frau Rutten-Pekelharing[1] erhalten wurde. Diese fand nämlich, daß eine Beleuchtung mit zwei drittel der Lichtmenge, welche eine eben sichtbare phototropische Krümmung hervorruft, und ein Aufenthalt in der Horizontallage während zwei drittel der Zeit, welche nötig ist um eine gleich starke geotropische Krümmung zu erhalten, zusammen nicht imstande sind, um eine sichtbare Krümmung hervorzurufen. Aus diesem Befunde, welcher an sich vollkommen richtig ist, schloß sie nun, daß hier keine Summation stattfindet und da eine Zustandsänderung, welche eine dem unbewaffneten Auge eben sichtbare Reaktion hervorruft, damals mit Unrecht als Reizschwelle angedeutet wurde, formulierte sie diesen Schluß folgendermaßen: unterschwellige Licht- und Schwerkraftreize summieren sich nicht. In dieser Form wurde es in den folgenden Jahren in der einschlägigen Literatur dann oft zitiert. Es fragt sich nun aber, ob der Schluß, daß hier keine Summation stattfindet, tatsächlich berechtigt ist. Ich werde jetzt zeigen, daß es nicht der Fall ist.

In den Versuchen Frau Rutten-Pekelharings fanden die Beleuchtung und der Aufenthalt in der Horizontallage entweder zu gleicher Zeit oder unmittelbar nacheinander statt. Nach dem Aufenthalt in der Horizontallage wurden die Pflänzchen einfach vertikal gestellt. Unter diesen Umständen hat die phototropische Krümmung in dem Momente, worin die geotropische Krümmung ihren maximalen Wert erreicht, nur eine sehr geringe Größe, während diese bereits nahezu verschwunden ist, wenn die phototropische Krümmung ihren maximalen Wert erreicht. Diesen Änderungen in der Krümmungsstärke wurde nun aber in den Versuchen Frau Rutten-Pekelharings keine Rechnung getragen. Tut man das wohl,

[1] Rutten-Pekelharing, C. J., Rec. d. trav. bot. Néerlandais. Vol. 7, 1910.

so wird man sofort erkennen müssen, das von einer vollständigen Summation in dem Sinne, daß die resultierende Krümmung der Summe der beiden Krümmungen in ihrer maximalen Größe gleich sein würde, hier gar nicht die Rede sein kann.

Man könnte nun mit geeigneten Hilfsmitteln vielleicht nachweisen, daß eine Beleuchtung mit so geringer Lichtmenge und ein Aufenthalt in der Horizontallage von so kurzer Dauer, wie sie in den Experimenten Frau Rutten-Pekelharings zur Verwendung kamen, tatsächlich zusammen eine Krümmung ergeben, deren Größe von Moment zu Moment der Erwartung entsprechen würde. Seitdem es sich aber gezeigt hat, daß diese schwachen Beleuchtungen und kurzen Aufenthalte in der Horizontallage Krümmungen hervorrufen, welche zwar für das bloße Auge nicht wahrnehmbar sind, sich im Übrigen aber nicht wesentlich von stärkeren Krümmungen unterscheiden, ist es nicht mehr nötig, diese mühselige Arbeit zu unternehmen. Wenn es uns nur gelingt die Summation für Krümmungen, welche dem unbewaffneten Auge sichtbar sind, zu erweisen, so ist die Frage zugleich für die kleineren Krümmungen entschieden. Das ist somit unsere nächste Aufgabe.

Will man, daß die beiden Krümmungen ungefähr zu gleicher Zeit ihre maximale Größe erreichen, so muß man die Pflänzchen, wie aus einigen Versuchen, welche ich speziell zur Lösung dieser Frage unternommen habe, hervorging, etwa 50 Minuten nach der Beleuchtung in die Horizontallage bringen. Das geschah in den Versuchsreihen, deren Ergebnisse ich jetzt mitteilen werde. Es kamen hier stets zu gleicher Zeit sechs Gefäße mit Keimlingen zur Verwendung. Vier dieser Gefäße wurden beleuchtet: drei mit einer und derselben Lichtmenge und eines mit der doppelten Lichtmenge. Letzteres und eines von den drei anderen wurden ausschließlich beleuchtet; die zwei anderen kamen nach 50 Minuten in die Horizontallage, das eine mit der beleuchteten Seite nach oben, das zweite mit der beleuchteten Seite nach unten. Die zwei unbeleuchteten Gefäße wurden ebenfalls horizontal gelegt, das eine während

derselben Zeit als die beleuchteten Gefäße, das andere doppelt so lang; die beleuchteten Gefäße blieben zwanzig Minuten in der Horizontallage. Nach dem Aufenthalt in der Horizontallage wurden die Pflänzchen einfach vertikal gestellt. Die Aufnahme geschah zwei Stunden nach der Beleuchtung oder 50 Minuten nach dem Aufenthalt in der Horizontallage. Das Protokoll der Versuchsreihe H 2 findet man auf der Tafel IX in etwas verkleinertem Maßstabe reproduziert.

In den nachstehenden Tabellen ist als Maß für die Größe der Krümmung überall die mittlere Abweichung der äußersten Spitze aus dem Vertikalstande angegeben. Da die betreffenden Krümmungen hier stets ziemlich schwach sind, ist gegen die Verwendung dieses Maßes wohl kein ernstliches Bedenken zu erheben. Hinter der mittleren Abweichung findet man stets deren Mittelfehler verzeichnet. Die Beleuchtung mit der doppelten Lichtmenge wurde überall mit 2 l, die Beleuchtung mit der einfachen Lichtmenge mit l, der Aufenthalt in der Horizontallage während 20 Minuten mit h, während 40 Minuten mit 2h angegeben; l + h bedeutet, daß die beleuchtete Seite in der Horizontallage hinaufschaute, l — h, daß sie nach unten gekehrt war.

Versuchsreihe H 1. Einseitige Beleuchtung während 4 bzw. 8 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 40 bzw. 80 MKS.

2 l	l	l—h	l+h	h	2 h
2,9±0,16	2,6±0,16	1,7±0,13	3,8±0,18	1,3±0,25	2,3±0,22

Versuchsreihe H 2. Einseitige Beleuchtung während 5 bzw. 10 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 50 bzw. 100 MKS.

2 l	l	l—h	l+h	h	2 h
3,6±0,22	3,6±0,22	2,1±0,13	5,0±0,29	1,3±0,15	3,1±0,22

Versuchsreihe H 3. Einseitige Beleuchtung während 6 bzw. 12 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 60 bzw. 120 MKS.

2 l	l	l—h	l+h	h	2 h
3,2±0,20	3,3±0,17	1,8±0,23	4,9±0,25	1,7±0,12	3,4±0,33

Versuchsreihe H 4. Einseitige Beleuchtung während 7 bzw. 14 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 70 bzw. 140 MKS.

2 l	l	l—h	l+h	h	2 h
3,5±0,15	2,8±0,14	1,4±0,18	4,4±0,21	1,5±0,17	2,5±0,22

In der folgenden Tabelle findet man die berechneten und die tatsächlich beobachteten Werte der Krümmungen und ihre Differenzen zusammengestellt.

No.	l	h	l—h berechnet	l—h gefunden	l—h Differenz
H 1	2,6±0,16	1,3±0,25	1,3±0,30	1,7±0,13	0,4±0,33
H 2	3,6±0,22	1,3±0,15	2,3±0,27	2,1±0,13	—0,2±0,30
H 3	3,3±0,17	1,7±0,12	1,6±0,21	1,8±0,23	0,2±0,31
H 4	2,8±0,14	1,5±0,17	1,3±0,22	1,4±0,18	0,1±0,28

No.	l	h	l+h berechnet	l+h gefunden	l+h Differenz
H 1	2,6±0,16	1,3±0,25	3,9±0,30	3,8±0,18	—0,1±0,35
H 2	3,6±0,22	1,3±0,15	4,9±0,27	5,0±0,29	0,1±0,41
H 3	3,3±0,17	1,7±0,12	5,0±0,21	4,9±0,25	—0,1±0,33
H 4	2,8±0,14	1,5±0,17	4,3±0,22	4,4±0,21	0,1±0,31

Die Differenzen sind, wie man sieht, ziemlich klein und bleiben überall innerhalb der Fehlergrenzen. Unsere Voraussetzung, daß es in diesen Versuchen eine nahezu vollständige Summation geben würde, hat sich somit bestätigt.

Die Resultate der Beleuchtungen mit der doppelten Lichtmenge und des Aufenthaltes in der Horizontallage während der

doppelten Zeit sind zum Vergleich hinzugefügt. Da die phototropischen Krümmungen bei den hier verwendeten Lichtmengen ihrem maximalen Wert schon ziemlich nahe sind, treten die Differenzen nicht augenfällig hervor. Bei den geotropischen Krümmungen ist das aber anders: hier hat die Krümmung, welche nach einem Aufenthalt in der Horizontallage von der doppelten Länge auftritt, auch ungefähr doppelte Stärke. Man kann sich diese Krümmung somit entstanden denken aus zwei gleich starken geotropischen Krümmungen, welche sich auf derselben Weise wie eine geotropische und eine phototropische Krümmung summiert haben. Eine Zustandsänderung, welche sich mit der Herabsetzung der Lichtempfindlichkeit bei der Beleuchtung vergleichen ließe, ist somit in diesen Versuchen während des Aufenthalts in der Horizontallage nicht eingetreten. Dieses Resultat wird uns kaum wundern können: wir wissen ja, daß auch eine Rotation um die horizontale Achse des Klinostaten keine derartige Zustandsänderung herbeiführt[1].

[1] Jost und Rosa Stoppel (Zeitschr. für Bot., Bd. IV, 1912) haben aus ihren Versuchen den Schluß gezogen, daß bei der Verwendung von mehr oder weniger hohen Zentrifugalkräften derartige Zustandsänderungen wohl auftreten. Das ist aber meines Erachtens nicht einwandfrei bewiesen. Solange man sich damit zufrieden gab, das Auftreten der antiphototropischen Krümmung einem mystischen Stimmungswechsel zuzuschreiben, ließ sich freilich gegen die Annahme eines derartigen Stimmungswechsels zur Erklärung der antigeotropischen Krümmung nichts einwenden. Als sich aber bei einer näheren Analyse der phototropischen Erscheinungen herausstellte, daß die Beleuchtung zwar eine Abnahme der Lichtempfindlichkeit hervorruft, daß sich dabei aber gar keine Tatsachen darbieten, welche die Annahme eines Stimmungswechsels rechtfertigen könnten, verlor dieser Begriff auf dem Gebiete des Phototropismus seine Bedeutung. Es war nun natürlich auch nicht länger erlaubt einen derartigen Stimmungswechsel zur Erklärung der antigeotropischen Krümmung heranzuziehen. Obwohl die Übereinstimmung zwischen der phototropischen und der geotropischen Reaktion mir immer ziemlich oberflächlich vorgekommen war, habe ich doch zunächst geprüft, ob sich für diese antigeotropische Krümmung vielleicht eine Erklärung finden ließe, welche sich derjenigen der antiphototropischen Krümmung mehr oder weniger anschlösse. Erst als mir das auf jede Weise mißlungen war, entschloß ich mich die Erklärung auf anderm Gebiete zu suchen. Ich verglich sie sodann (man ver-

Wenn die Pflänzchen nach dem Aufenthalt in der Horizontallage auf den Klinostaten gestellt werden, sind die Resultate vollkommen dieselben. Die Krümmungen werden hier aber bedeutend größer. In der nachfolgenden Versuchsreihe wurden die Keimlinge wieder 50 Minuten nach der Beleuchtung horizontal gelegt und 20 Minuten in dieser Lage gelassen. Die Aufnahme geschah nach einem Aufenthalt von 4 Stunden auf dem Klinostaten.

Versuchsreihe J 1. Einseitige Beleuchtung während 4 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 40 MKS. Dann 50 Minuten vertikal. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Aufnahme nach einem Aufenthalt von 4 Stunden auf dem Klinostaten.

l	h	l—h berechnet	l—h gefunden	Differenz
11,1±0,60	3,7±1,05	7,4±1,21	6,7±0,47	—0,7±1,29

l	h	l+h berechnet	l+h gefunden	Differenz
11,1±0,60	3,7±1,05	14,8±1,21	12,3±0,33	—1,5±1,25

Auch hier ist die Differenz zwischen den beobachteten und den berechneten Werten somit unbedeutend.

In den jetzt folgenden Versuchsreihen wurden die Keimlinge sofort nach der Beleuchtung horizontal gelegt und nach

gleiche hierzu meine vorläufige Mitteilung) mit meiner photogenen antigeotropischen Krümmung und äußerte die Vermutung, daß auch hier vielleicht ein Faktor zugegen sein könnte, welcher an sich ebensowenig wie die allseitige Beleuchtung imstande wäre eine Krümmung hervorzurufen, welcher aber, wenn das Gleichgewicht zwischen den antagonistischen Seiten einmal gestört worden ist, eine mehr oder weniger eingreifende Änderung der Reaktion herbeiführen könnte. In den Versuchen von Jost und Rosa Stoppel sind die Außenbedingungen nun gewiß nicht alle vollkommen konstant gehalten: die hier gegebene Erklärung kann somit nicht ohne weiteres zurückgewiesen werden.

dem Aufenthalt in der Horizontallage auf den Klinostaten gestellt.

Versuchsreihe K 1. Einseitige Beleuchtung während 5 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 8 MK. Lichtmenge somit 40 MKS. Derauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h berechnet	l—h gefunden	l—h Differenz
10,2±0,61	2,8±0,25	7,4±0,66	7,7±0,41	0,3−0,78

l	h	l+h berechnet	l+h gefunden	l+h Differenz
10,2±0,61	2,8±0,25	13,0±0,66	10,4±0,41	—2,6±0,78

Versuchsreihe K 2. Einseitige Beleuchtung während 10 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 8 MK. Lichtmenge somit 80 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h berechnet	l—h gefunden	l—h Differenz
9,1±0,71	3,8±0,55	5,3±0,90	7,5±0,31	2,2±0,95

l	h	l+h berechnet	l+h gefunden	l+h Differenz
9,1±0,71	3,8±0,55	12,9±0,90	11,0±0,67	—1,9±1,12

Die Differenzen zwischen den beobachteten und den berechneten Werten sind hier ziemlich bedeutend. Es ist nicht unmöglich, daß die Beleuchtung hier bereits ihren Einfluß auf die geotropische Reaktion gelten läßt. Jedenfalls ist dieser Einfluß aber noch gering.

In der folgenden Versuchsreihe wurden die Keimlinge

ebenfalls sofort nach der Beleuchtung horizontal gelegt. Sie kamen aber nach dem Aufenthalt in der Horizontallage nicht auf den Klinostaten, sondern wurden einfach vertikal gestellt. Diese Versuchsreihe kann somit als ein Seitenstück zu den oben erwähnten Versuchsreihen von Frau Rutten-Pekelharing betrachtet werden. Damit die auftretenden Krümmungen aber eine meßbare Stärke erreichen sollten, wurde eine größere Lichtmenge und ein längerer Aufenthalt in der Horizontallage gewählt.

Versuchsreihe L 1. Einseitige Beleuchtung während 4 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 40 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann vertikal. Aufnahme 135 Minuten nach dem Anfang des Versuchs.

l	h	l—h berechnet	l—h gefunden	Differenz
1,6±0,15	0,4±0,22	1,4±0,27	1,3±0,16	—0,1±0,31

l	h	l+h berechnet	l+h gefunden	Differenz
1,6±0,15	0,4±0,22	2,0±0,27	1,9±0,18	—0,1±0,34

Die geotropische Krümmung ist, wie man sieht, am Ende des Versuchs nahezu ganz verschwunden. Ein Einfluß der Beleuchtung auf die geotropische Reaktion ist nicht zu erkennen.

Wo größere Lichtmengen zur Verwendung kamen, trat der Einfluß der Beleuchtung auf die geotropische Reaktion stets deutlich hervor. In den folgenden Versuchsreihen wurden die Pflänzchen sofort nach der Beleuchtung horizontal gelegt und nach dem Aufenthalt in der Horizontallage auf den Klinostaten gestellt. Die Aufnahme geschah stets 260 Minuten nach der Beleuchtung.

Versuchsreihe M 1. Einseitige Beleuchtung während 50 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge so-

mit 500 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h		
		berechnet	gefunden	Differenz
12,0±0,73	4,7±0,52	7,3±0,90	11,6±0,38	4,3±0,97

l	h	l+h		
		berechnet	gefunden	Differenz
12,0±0,73	4,7±0,52	16,7±0,90	13,3±0,43	—3,4±0,99

Versuchsreihe M 2. Einseitige Beleuchtung während 50 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 500 MKS. Darauf 45 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden 35 Minuten.

l	h	l—h		
		berechnet	gefunden	Differenz
8,8±0,63	6,2±0,26	2,6±0,69	6,1±0,55	3,5±0,88

l	h	l+h		
		berechnet	gefunden	Differenz
8,8±0,63	6,2±0,26	15,0±0,69	8,8±0,45	—6,2±1,02

In diesen beiden Versuchsreihen wurde für jeden Wert der Mittelfehler bestimmt. In den jetzt folgenden Versuchsreihen habe ich das aber nicht mehr getan: die Mittelfehler werden hier ja überall ungefähr dieselbe Größe haben. Der Mittelfehler der Differenzen läßt sich auf etwa 1 mm schätzen.

Versuchsreihe M 3. Einseitige Beleuchtung während 50 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 20 MK. Lichtmenge somit 1000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
13,8	4,6	9,2	12,0	2,8	18,4	11,8	—6,6

Versuchsreihe M 4. Einseitige Beleuchtung während 3 Minuten. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 1800 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
13,3	3,5	9,8	10,8	1,0	16,8	12,5	—4,3

Versuchsreihe M 5. Einseitige Beleuchtung während 62½ Sekunden. Intensität der Beleuchtung 40 MK. Lichtmenge somit 2500 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
12,7	3,0	9,7	10,8	1,1	15,7	9,3	—6,4

Versuchsreihe M 6. Einseitige Beleuchtung während 5 Minuten. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 3000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
4,1	2,4	1,7	3,9	2,2	6,5	0,0	—6,5

Versuchsreihe M 7. Einseitige Beleuchtung während 200 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 20 MK. Lichtmenge so-

mit 4000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
0,4	2,4	—2,0	1,3	3,3	2,8	—1,1	—3,9

Versuchsreihe M 8. Einseitige Beleuchtung während 5 Minuten. Intensität der Beleuchtung 20 MK. Lichtmenge somit 6000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
0,2	2,8	—2,6	0,1	2,7	3,0	1,8	—1,2

Versuchsreihe M 9. Vollkommen wie M 8.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
—1,3	2,4	—3,7	0,8	4,5	1,1	—2,1	—3,2

Versuchsreihe M 10. Einseitige Beleuchtung während 40 Minuten. Intensität der Beleuchtung 2,5 MK. Lichtmenge somit 6000 MKS. Darauf 45 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden 35 Minuten.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
14,7	6,1	8,6	13,8	5,2	20,8	14,3	—6,5

Versuchsreihe M 11. Einseitige Beleuchtung während 5 Minuten. Intensität der Beleuchtung 26 MK. Lichtmenge so-

mit 7800 MKS. Darauf 45 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden 35 Minuten.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
—1,9	9,0	—10,9	—1,6	9,3	7,1	1,2	—5,9

Versuchsreihe M 12. Einseitige Beleuchtung während 200 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 40 MK. Lichtmenge somit 8000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
—1,6	2,0	—3,6	0,0	3,6	0,4	—2,5	—2,9

Versuchsreihe M 13. Einseitige Beleuchtung während 30 Minuten. Intensität der Beleuchtung 5 MK. Lichtmenge somit 9000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
18,0	3,5	14,5	18,7	4,2	21,5	15,8	—6,3

Versuchsreihe M 14. Einseitige Beleuchtung während 5 Minuten. Intensität der Beleuchtung 40 MK. Lichtmenge somit 12000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
0,0	2,2	—2,2	0,6	2,8	2,2	0,4	—1,8

Versuchsreihe M 15. Einseitige Beleuchtung während 5 Minuten. Intensität der Beleuchtung 80 MK. Lichtmenge somit 24000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
0,3	2,1	—1,8	—0,9	0,9	2,4	0,5	—1,9

Versuchsreihe M 16. Einseitige Beleuchtung während 12 Minuten. Intensität der Beleuchtung 80 MK. Lichtmenge somit 57600 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
4,2	2,2	2,0	3,9	1,9	6,4	2,5	—3,9

Versuchsreihe M 17. Einseitige Beleuchtung während 30 Minuten. Intensität der Beleuchtung 160 MK. Lichtmenge somit 288000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
8,0	4,1	3,9	5,9	2,0	12,1	8,5	—3,6

Wo die Differenz zwischen den beobachteten und den berechneten Werten größer ist als der Wert der normalen geotropischen Krümmung, muß selbstverständlich eine antigeotropische Krümmung aufgetreten sein. Wo die Differenz aber kleiner ist, würde man sich das Resultat ebensogut unter der Annahme, daß die geotropische Krümmung infolge der vor-

angehenden Beleuchtung schwächer ausfalle, erklären können. Ein Blick auf die Figur 9, worin man die Resultate von einigen dieser 17 Versuchsreihen auf der im zweiten Paragraphen beschriebenen Weise nebeneinander dargestellt findet, zeigt aber, daß auch hier manchmal sehr deutliche antitrope Krümmungen auftreten. Jede Versuchsreihe ist in dieser Figur durch vier gebogene

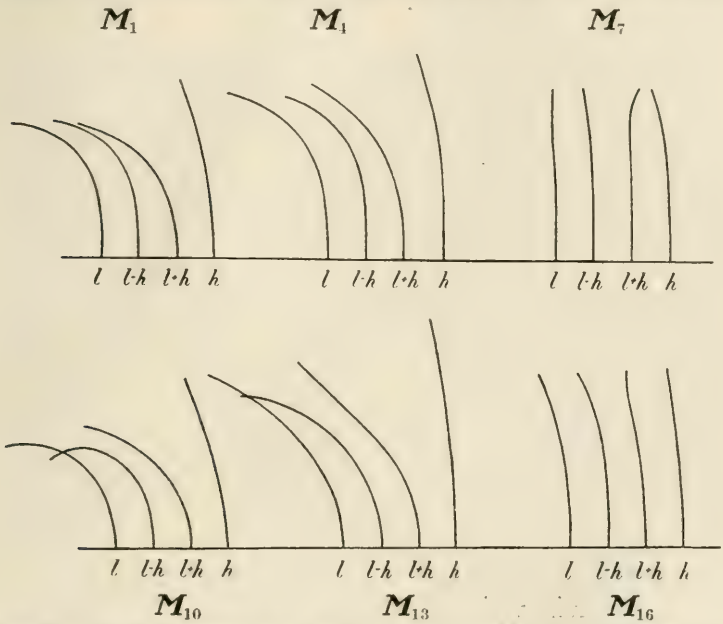


Fig. 9. Die Krümmungen in den Versuchsreihen M 1, 4, 7, 10, 13 und 16. Die Spitze ist in l—h überall stärker, in l+h weniger stark gekrümmt als in l. Hierin müssen wir somit das Auftreten einer antitropen Krümmung erkennen.

Linien vertreten: die erste stellt die mittlere Krümmung der Keimlinge dar, welche nur beleuchtet wurden, die zweite diejenige der Keimlinge, welche nach der Beleuchtung mit der beleuchteten Seite nach unten horizontal gelegt wurden, die dritte diejenige der Keimlinge, welche nach der Beleuchtung mit der beleuchteten Seite nach oben horizontal gelegt wurden, die vierte diejenige der Keimlinge, welche nur horizontal ge-

legt wurden. Die antitrope Krümmung tritt besonders in der dritten Linie oft sehr deutlich hervor. Übrigens soll daran erinnert werden, daß es nach den Ansichten, welche ich im vorigen Paragraphen über das Zustandekommen der photogenen antigeotropischen Krümmung entwickelt habe, zwischen der Abschwächung der normalen Krümmung und dem Auftreten der antitropen Krümmung eigentlich keinen prinzipiellen Unterschied gibt.

Da die Differenz zwischen den berechneten und den beobachteten Werten der Stärke der antigeotropischen Krümmung proportional sein muß, wird sie ihren höchsten Wert erreichen, wenn die Wachstumsschnelligkeit am tiefsten herabgesunken ist. Das läßt sich nun aber an den vorliegenden Zahlen leider nicht einwandfrei demonstrieren. Die Reaktionsstärke ist nämlich, wie schon früher betont wurde, in hohem Grade von der Länge der Keimlinge abhängig und diese war zwar in ein und derselben Versuchsreihe ziemlich konstant, zeigte aber, wie aus der Fig. 9 leicht zu ersehen ist, in den verschiedenen Versuchsreihen sehr erhebliche Schwankungen. Dadurch lassen die Differenzen, welche in verschiedenen Versuchsreihen erhalten wurden, sich nicht ohne weiteres miteinander vergleichen und da uns keine zuverlässige Daten über den Einfluß der Länge zur Verfügung stehen, ist eine Umrechnung natürlich ausgeschlossen.

Wir kamen im vorigen Paragraphen zum Schluß, daß wir uns das Zustandekommen der photogenen antigeotropischen Krümmung nur dann erklären können, wenn wir annehmen dürfen, daß der Zunahme der Wachstumsschnelligkeit nach dem Aufhören der Beleuchtung gewisse Grenzen gestellt sind. Da die Zunahme der Wachstumsschnelligkeit nun allein an der Unterseite einen hohen Wert erreichen kann, hängt das Auftreten der antigeotropischen Krümmung somit ausschließlich ab von der Größe der Wachstumsschnelligkeit, welche nach dem Aufhören der Beleuchtung an dieser Seite vorhanden ist. Die antigeotropische Krümmung muß somit um so stärker hervor-

treten, je tiefer die Wachstumsschnelligkeit an der Unterseite herabgesunken ist. Diesen Satz können wir nun an unserem Material sehr gut auf seine Richtigkeit prüfen. Da bei den einseitig beleuchteten Pflanzen nach dem Aufhören der Beleuchtung meistens ein Unterschied zwischen der Wachstumsschnelligkeit der Vorderseite und derjenigen der Hinterseite vorhanden ist, muß die Stärke der antigeotropischen Krümmung ja auch verschieden sein, je nachdem die Vorderseite oder die Hinterseite später in der Horizontallage hinaufschaut. Wir brauchen somit nur die Differenzen, welche in derselben Versuchsreihe erhalten wurden, miteinander zu vergleichen.

Wenn die Beleuchtung eine normale phototropische Krümmung hervorruft, ist die Wachstumsschnelligkeit an der beleuchteten Seite natürlich am meisten herabgesetzt. In diesem Fall muß die antigeotropische Krümmung somit am stärksten hervortreten, wenn die beleuchtete Seite in der Horizontallage hinabschaut. Wenn keine phototropische Krümmung auftritt, ist die Wachstumsschnelligkeit an beiden Seiten gleich stark herabgesetzt: die Pflänzchen befinden sich dann in demselben Zustande wie nach einer allseitigen Beleuchtung. Unter diesen Umständen ist es somit gleichgültig, welche Seite in der Horizontallage hinabschaut. Ruft die Beleuchtung aber eine antiphototropische Krümmung hervor, so ist die Wachstumsschnelligkeit in der Hinterseite am meisten herabgesetzt und in diesem Fall muß die antigeotropische Krümmung somit am stärksten ausfallen, wenn die beleuchtete Seite in der Horizontallage hinaufschaut. Die folgende Zusammenstellung zeigt nun, daß die Resultate der 17 Versuchsreihen die Richtigkeit dieser Voraussetzung fast ausnahmslos bestätigen. In jeder Versuchsreihe wurde die größere Differenz der Übersichtlichkeit wegen durch Kursivdruck hervorgehoben.

A. Normale phototropische Krümmung.

No.	Beleuchtungs-dauer	Intensität MK	Lichtmenge MKS	Differenz (l—h)	Differenz (l+h)
M1	50 Sekunden	10	500	*4,3*	3,4
M2	50 Sekunden	10	500	3,5	*6,2*
M3	50 Sekunden	20	1000	2,8	*6,6*
M4	3 Minuten	10	1800	1,0	*4,3*
M5	62½ Sekunden	40	2500	1,1	*6,4*
M6	5 Minuten	10	3000	2,2	*6,5*
M7	200 Sekunden	20	4000	3,3	*3,9*
M10	40 Minuten	2½	6000	5,2	*6,5*
M13	30 Minuten	5	9000	4,2	*6,3*
M16	12 Minuten	80	57600	1,9	*3,9*
M17	30 Minuten	160	288000	2,0	*3,6*

B. Antiphototropische Krümmung.

No.	Beleuchtungs-dauer	Intensität MK	Lichtmenge MKS	Differenz (l—h)	Differenz (l+h)
M8	5 Minuten	20	6000	*2,7*	1,2
M9	5 Minuten	20	6000	*4,5*	3,2
M11	5 Minuten	26	7800	*9,3*	5,9
M12	200 Sekunden	40	8000	*3,6*	2,9

C. Indifferenz.

No.	Beleuchtungs-dauer	Intensität MK	Lichtmenge MKS	Differenz (l—h)	Differenz (l+h)
M14	5 Minuten	40	12000	*2,8*	1,8
M15	5 Minuten	80	24000	0,9	*1,9*

Aus dieser Tabelle geht somit hervor, daß die antigeotropische Krümmung bei einer einseitig beleuchteten Pflanze am deutlichsten hervortritt, wenn die Seite, worin die Wachstumsschnelligkeit am meisten herabgesetzt ist, in der Hori-

zontallage hinabschaut. Der Ausnahme von dieser Regel in der Versuchsreihe M 1 ist kein großer Wert beizumessen: der Unterschied liegt hier ja ganz innerhalb der Fehlergrenzen. Dasselbe gilt auch von den Unterschieden in den Versuchsreihen M 14 und M 15. Man darf wohl annehmen, daß ein Unterschied hier tatsächlich nicht vorhanden ist. Die Regel selbst soll aber nach dem oben Gesagten als eine Bestätigung unserer Theorie betrachtet werden.

Wenn die Pflänzchen erst einige Zeit nach der Beleuchtung horizontal gelegt werden, wird die antigeotropische Krümmung weniger stark hervortreten müssen. In der folgenden Versuchsreihe dauerte es 70 Minuten, bevor die Pflänzchen horizontal gelegt wurden. Die Beleuchtung wurde hier so gewählt, daß die phototropische Krümmung selbst nur von geringer Größe war: bei stärkeren Krümmungen ist eine vollständige Summation ja überhaupt nicht zu erwarten. Nach dem Aufenthalt in der Horizontallage wurden die Keimlinge einfach vertikal gestellt. Die Aufnahme geschah 45 Minuten nach dem Aufenthalt in der Horizontallage.

Versuchsreihe N 1. Einseitige Beleuchtung während 150 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 40 MK. Lichtmenge somit 6000 MKS. 70 Minuten nach der Beleuchtung horizontal und dann 20 Minuten in dieser Lage. Sodann vertikal. Aufnahme 45 Minuten nach dem Aufenthalt in der Horizontallage.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
—0,6	1,5	—2,1	—2,3	—0,2	0,9	1,1	0,2

Da der Mittelfehler der Differenz hier etwa 0,3 mm betragen wird (man vergleiche hierzu die Resultate der Versuchsreihen H 1—4), kann man hier wohl von einer nahezu vollständigen Summation reden. Es wäre aber nicht unmöglich, daß die Differenz zwischen den berechneten und den beobachteten Werten erst später hervortreten würde. Ich habe die Pflänz-

chen deshalb in einer anderen Versuchsreihe nach dem Aufenthalt in der Horizontallage auf den Klinostaten gestellt und die Krümmungsgröße nach einer Rotation von 4 Stunden bestimmt.

Versuchsreihe O 1. Einseitige Beleuchtung während 200 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 40 MK. Lichtmenge somit 8000 MKS. 50 Minuten nach der Beleuchtung horizontal und dann 20 Minuten in dieser Lage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
—3,8	3,5	—7,3	—7,0	—0,3	—0,3	—1,0	—0,7

Da der Mittelfehler der Differenz in diesem Fall etwa 1 mm betragen wird (man vergleiche hierzu die Resultate der Versuchsreihen M 1 und M 2), kann man auch hier die Summation wohl als nahezu vollständig betrachten.

Zusammenfassung.

1. Wir haben in diesem Paragraphen gesehen, daß eine einseitige Beleuchtung, wenn sie nur genügend stark ist, ebensogut wie eine allseitige Beleuchtung bei einer Pflanze, welche sich einige Zeit in der Horizontallage aufhält, eine antigeotropische Krümmung hervorrufen kann. Zwischen der Beleuchtung und dem Aufenthalt in der Horizontallage darf auch hier nicht allzuviel Zeit verlaufen. Werden die Pflänzchen erst nach geraumer Zeit horizontal gelegt, so tritt eine normale geotropische Krümmung auf, welche sich mit der phototropischen summiert.

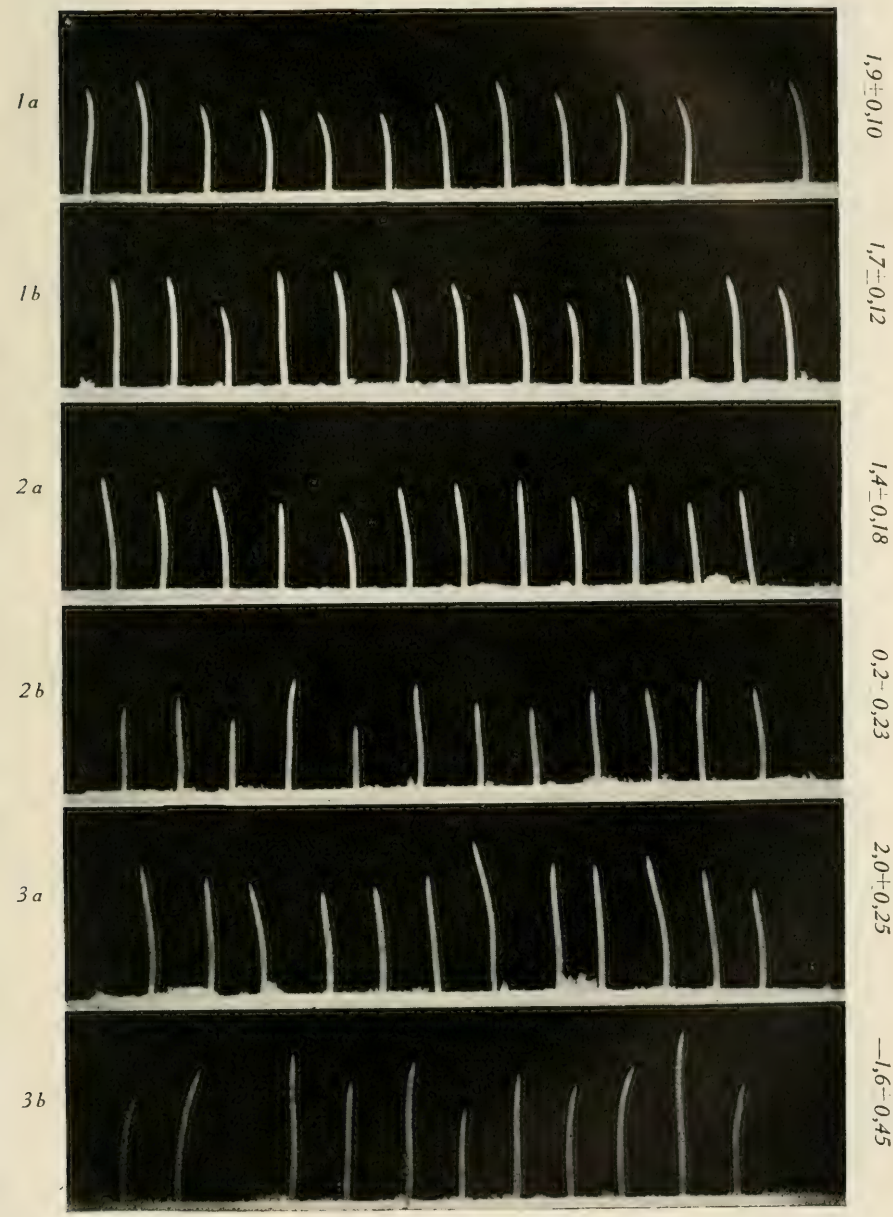
2. Die antigeotropische Krümmung tritt am deutlichsten hervor, wenn die Seite, worin die Wachstumsschnelligkeit infolge der Beleuchtung am meisten herabgesetzt ist, hinabschaut. Wir sahen hierin eine Bestätigung unserer Auffassung daß die photogene antigeotropische Krümmung dadurch zustandekommt, daß der Zunahme der Wachstumsschnelligkeit gewisse Grenzen gesetzt sind.

Tafelerklärung.

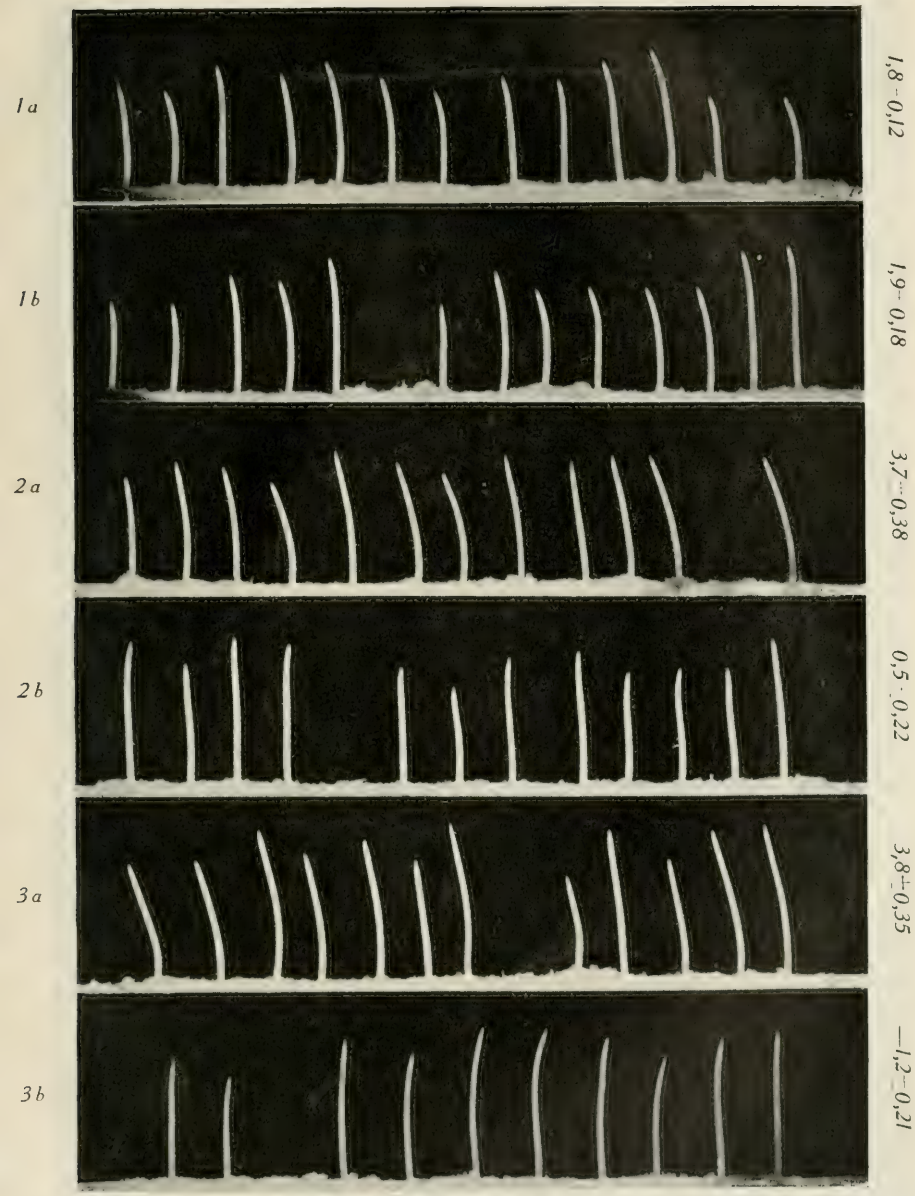
Auf den Tafeln sind drei der Versuchsprotokolle in $^2/_3$ der natürlichen Größe dargestellt.

Die Tafeln VII und VIII stellen den Verlauf der photogenen antigeotropischen Krümmung in Vergleich mit der normalen geotropischen Krümmung dar.

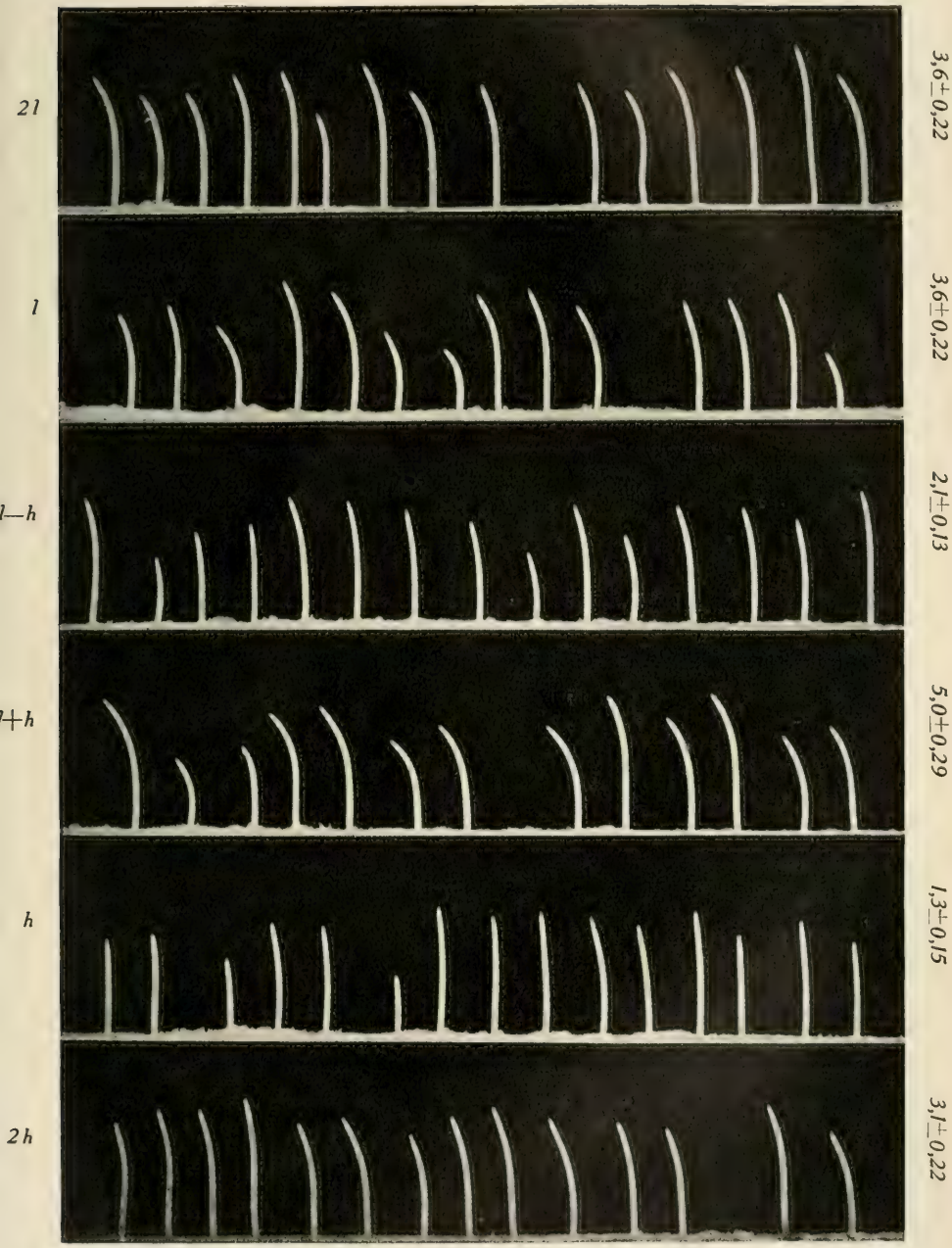
Die Tafel IX demonstriert die Summation einer phototropischen und einer geotropischen Krümmung. In den Versuchen welche mit 1 und 2 1 angedeutet sind, wurden die Keimlinge ausschließlich beleuchtet: in 1 mit 50 MKS, in 2 1 mit 100 MKS. In h und 2h lagen die Pflänzchen 20, resp. 40 Minuten horizontal. In 1—h wurden die Pflänzchen nach der Beleuchtung mit der direkt beleuchteten Seite nach oben horizontal gelegt, in 1+h schauten sie mit der beleuchteten Seite in der Horizontallage hinab.



Versuchsreihe A 1. Beleuchtung während 10 Minuten von oben her mit einer Intensität von 8 MK. Sofort darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Dann auf den Klinostaten 1 $^1/_2$ Stunde, 2 1$^1/_2$ Stunde und 3 2$^1/_2$ Stunde nach dem Aufenthalt in der Horizontallage.



Versuchsreihe A 2. Beleuchtung während 10 Minuten von oben her mit einer Intensität von 8 MK. Sofort darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Dann auf den Klinostaten. 1 $^3/_4$ Stunden, 2 2 Stunden und 3 4 Stunden nach dem Aufenthalt in der Horizontallage.



Versuchsreihe H 2. Einseitige Beleuchtung während 5 bzw. 10 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 50 bzw. 100 MKS. Nach 50 Minuten horizontal. In dieser Lage 20 bzw. 40 Minuten. Dann vertikal. Aufnahme 2 Stunden nach der Beleuchtung.

INDEX ALPHABETIQUE

par

Annie M. Hartsema.

A

Abderhalden 17, 76.
Adoxa 63, 64.
Alopecurus bulbosus 322.
Alopecurus fulvus 323.
Alopecurus geniculatus 322.
Althaea 20.
Amarantus Blitum 159.
Angiopteris 366.
Anhyropteris 360.
Anthoxanthum odoratum 322.
Antithamnion cruciatum 116.
Arisz, W. H. 239, 250, 291, 295, 316, 384, 388.
Ascherson 113, 114.
Ascherson & Graebner 109, 110, 112—114, 122, 149, 165—168, 209.
Ascophyllum 214, 217—223, 225, 227—230.
Ascophyllum nodosum 214.
Avena pubescens 323.
Avena sativa 237, 241, 253, 273, 289, 290, 303, 315, 317, 319, 320, 323, 325, 331, 373, 374, 387, 409.

B

Baas Becking, L. G. M. 234, 333.
Bach, H. 242, 316.
Bakhuyzen, H. L. van de Sande 293, 295, 312, 319.
Baranetzky 2.
Bary, A. de 335, 371.
Bayliss 93.
Bechhold, H. 308, 316.
Beck 162, 163, 170, 171.
Bennett 113.
Bernstein, J. 308, 312.
Bertrand, P. 345, 371.
Beyerinck 6, 10, 25, 60, 69, 71, 75, 76, 81, 94, 97, 209.
Biltz 40, 94.
Bisschop van Tuinen, K. 192.
Blaauw, A. H. 238—240, 272, 295, 296, 304—306, 315.
Blegvad 120, 122.
Blunck 50, 51.
Bose, J. C. 273, 304, 306, 307, 311.
Bose, J. C. & Das, G. 316.
Botrychium 333, 336, 340—342, 345, 349, 362, 366, 368, 369.
Botrychium lanuginosum 337, 346.
Botrychium lunaria 340, 342, 351—354, 356—358, 360—362.
Botrychium neglectum 337, 351, 362, 363, 365, 366, 369.
Botrychium obliquum 337, 340, 342—344, 349, 351, 356—358, 361, 363, 368, 370.
Botrychium onondagense 362.
Botrychium silaeifolium 337, 345, 349, 363, 367, 368.
Botrychium simplex 337, 351, 353, 354, 358—366, 368.

Botrychium virginianum 337, 340, 342, 343, 346, 349, 350, 352, 356, 357, 361, 363, 366, 368.
Boysen-Jensen 120, 122, 413.
Bower, F. O. 334—336, 338, 340, 341, 354, 358—360, 371.
Brachypodium pinnatum 323.
Brachypodium silvaticum 323.
Braun, Alexander 142—144, 146, 149, 151, 163, 167, 170, 179, 206, 209.
Brebner, G. 333, 371.
Bredig, G. 313, 316.
Bremekamp, C. E. B. 290, 302, 304, 306, 373, 376.
Britton, N. L. & Brown, A. 362, 371.
Briza media 322.
Bromus commutatus 323.
Brown 17.
Bruchmann, H. 339, 351, 354, 356, 357, 371.
Bruyn, A. J. de 144—152, 164, 167, 170, 173, 180, 193, 195, 209.
Buchenau 112, 114, 122.
Buder, J. 267.

C

Callithamnion corymbosum 116.
Campbell, D. H. 333—338, 340, 342, 344—346, 350—354, 358, 363, 365—367, 369, 371.
Candolle, A. de 152, 209
Canna 3, 4, 20, 22, 25, 26, 31, 39—42, 45, 46, 49, 51, 52, 63—66, 68, 74, 81, 98.
Ceramium Areschougii 116.
Ceramium diaphanum 116.
Ceramium rubriforme 116.
Ceramium rubrum 115, 116.
Ceramium rubrum decurrens 116.
Ceramium strictum 115.
Ceramium tenuissimum 115.
Chaetomorpha chlorotica 118.
Chaetomorpha crassa 118.
Chaetomorpha linum 118.
Chantransia virgatula 116.
Chara 35, 237, 300, 317.
Chorda 213.
Chorda filum 117.
Choreocolax Polysiphoniae 215, 216.
Cladophora crystallina 117.
Cladophora crystallina var. bahusiensis 117.
Cladophora flexuosa 117.
Cladophora fracta 117, 118.
Cladophora glaucescens 117.
Cladophora glomerata f. flavescens 117.
Cladophora gracilis 117.
Cladophora hirta 117.
Cladophora nitida 117.
Cladophora penicillata var. lutescens f. longiarticulata 117.
Cladophora Rudolphiana 118.
Cladophora trichocoma 117.
Cladophora utriculosa 117.
Cladostephus 213.
Clark, O. L. 304, 317, 383, 384, 386.
Codium 213.
Codium mucronatum 119.
Codium mucronatum var. atlanticum 119.
Codium tomentosum 119.
Cohen 315.
Corallina officinalis 116.
Corallina rubens 116, 117.
Costerus, J. C. 231.
Cotton 119, 122, 214.
Cribbs, J. E. 334, 366, 367, 371.
Cynodon Dactylon 323.

D

Dactylis glomerata 323, 328.
Danaea 343—345, 358, 365, 366, 369.
Danaea alata 335.

Danser, B. H. 125.
Day 2, 4.
Delezenne 17.
Delpino, F. 335, 371.
Denniston 6, 64, 65.
Dentaria digitata 34.
Dermocarpa 226.
Diefenbachia 20.
Donnan 87.
Duclaux 13.
Duval-Jouve 336, 371.
Duyvené de Wit, J. J. 231.

E

Ectocarpus arctus 116.
Ectocarpus confervoides 116.
Ectocarpus rufulus 116.
Ectocarpus siliculosus 116.
Eichwald, E. & Fodor, A. 308, 317.
Elfving, F. 237, 280, 317.
Enteromorpha compressa 118.
Enteromorpha plumosa 118.
Eubotrychium 337, 344, 351, 362, 368, 369.
Euophioglossum 362, 363.

F

Falkenberg, P. 215.
Farlow, W. G. 217.
Farmer, J. B. & Hill, A. G. 336, 371.
Faull, J. H. 345, 371.
Fernbach 11.
Fernbach & Wolff 12, 13, 49, 54, 56, 57.
Fischer 33, 85, 86, 100.
Fouard 11—13, 16,17, 19, 22, 40.
Freundlich, H. 308, 309, 317.
Fries 148, 149, 164, 170.
Fröhlich, F. W. 312, 317.
Fröschel, P. 239, 317.
Fucus 214, 225, 230.
Fucus plalycarpus 214.
Fucus vesiculosus 214, 225.

G

Gandoger, M. 153, 154, 209.
Gastine 85.
Gastriodea viridula 185.
Gatin-Gruzewska 10, 42, 77, 78.
Gibson, H. 215.
Giesenhagen, K. 237, 300, 317.
Giltay, E. 267, 317.
Gloxinia 20.
Goethart, J. W. C. 126, 127, 174, 175, 177—179, 182—185, 190, 194—196, 200, 205.
Gonistrichum elegans 116.
Goor, A. C. J. van 103, 122.
Gracilaria confervoides 115.
Grafe, V. 300, 307, 309, 317.
Gremli 161, 162.
Grenier 151, 152, 164, 193.
Grenier, M. & Godron, M. 151, 209.
Grönland 122.
Guérin-Varry 2.
Guttenberg, H. von 304, 317, 376, 377, 416.
Gwynne-Vaughan, D. T. 368, 371.

H

Hall, van 179.
Hammersten 2.
Hauck 119.
Hedychium 20.
Helmintostachys 354, 361, 362, 368, 369.
Henrard 175, 186.
Henslow 232.
Hering, G. 237, 253, 280, 317.
Hippuris 237.
Höber, R. 308, 317.
Holcus lanatus 326, 331.
Holle, H. G. 342, 371.

Hordeum murinum 323.
Hornemann 109, 110, 112, 114, 122.
Hoven, van 192.
Hydrodiction 36.

I

Ipomoea 20.

J

Jansen & Wachter 195, 198, 204.
Jeffrey, E. C. 334, 336, 350, 366, 371.
Jentys 5, 6, 77, 97.
Jost & Stoppel 424, 425.

K

Katz 28, 72.
Kerner, A. 152—154, 156, 159, 162, 166, 167, 170, 207, 209.
Killian, K. 219, 223.
Kloos, A. W. 198.
Knuth 112, 122.
Kober 17.
Koch, D. Guil. Dan. Jos. 144, 209.
Kok-Ankersmit 154, 180.
Kooiman, H. N. 184.
Kraemer 6, 73.
Krameria 20.
Krones, Franz. E. 373—375, 386.
Küster 33, 34, 37.
Kützing 116, 119.
Kylin, H. 219.

L

Lachenalia 20.
Laminaria Cloustonii 214.
Laminaria saccharina 117.
Lanessan, de 110.
Lang, W. A. 340, 341, 353, 358, 360, 371.
Laurencia obtusa 223.
Leclerc du Sablon, M. 334, 371.
Lepidium sativum 319.
Liesegang 5, 34.
Lindner, P. 391.
Ling 2.
Linnaeus, Carolus 140, 209.
Lintner 2.
Lisbonne 57.
Lotsy, J. P. 231.
Loxoma 368.
Luerssen 354.
Lundegårdh, H. 239, 281, 284, 285, 289, 296, 317, 318, 377, 378, 416.
Luxburg, Graf H. 237, 238, 318.
Lycopodium cernuum 334.
Lyngbye 214.
Lynst Zwikker, J. J. 1.
Lyon, H. L. 336—339, 345, 362, 371.

M

Macroglossum alidae 345.
Maillefer, A. 239, 273, 318, 378.
Maquenne 8—11, 19, 42, 48.
Marattia 361.
Meisner 152.
Melobesia Lejolisii 115.
Meyer 7—9, 32, 33, 46, 63.
Milium effusum 323.
Musa 20.

N

Nagel 79.
Nägeli 8, 20, 32, 34, 35, 62, 63, 73, 74.
Nathansohn, A. 310, 318.
Nepenthes 336.
Nienburg, W. 219.
Noll, F. 237, 302, 318.
Northrop & Nelson 12.

O

Ophioglossum 343, 351, 368, 369.
Oscillatoria tenuis 107.

Osmunda 350.
Osmundites 368.
Osmundites skidegatensis 345
Osmundopteris 337, 350, 369.
Ostenfeld 106—108, 123.
Ostwald 43.

P

Paàl, Arpad 413.
Palmella conferta 226.
Panicum sanguinale 323.
Pauletig 24.
Pegomyia 175.
Pellionia 33, 63.
Pellionia Daveauana 60.
Pemberton-Hissink 38.
Penzig 234.
Persicaria 128, 158, 166, 171, 209.
Persoon, C. M. 141, 142, 152, 156, 163, 167, 168, 207, 209.
Petersen 106, 120, 123.
Petersen & Boysen-Jensen 123.
Pfeffer, W. 295, 318, 390.
Phaius 20, 63.
Phalaris canariensis 322, 325, 329.
Phleum arenarium 322, 325, 331.
Phleum pratense 327.
Phragmites communis 323.
Phycomyces 272, 280.
Phylloglossum drummondi 334.
Phyllotrichium 344, 369.
Piccard, A. 311, 318.
Pisum sativum 319.
Platanthera bifolia 234.
Poa nemoralis 328.
Poirault, G. 342, 358, 360, 371.
Polowzow, W. 272, 318.
Polygonum 126, 130, 148, 156, 157, 165, 170, 177, 187, 195, 206, 209,
Polygonum Brittingeri 166, 170.
Polygonum danubiale 135, 137, 138, 140, 143, 150, 152—156, 159, 162, 166, 167, 170, 173, 176, 178—180, 184, 186, 188—191, 203, 204, 207, 208, 212.
Polygonum eurybelonum 137, 169, 188, 207, 212.
Polygonum euryphyllum 138, 190—192, 203, 207.
Polygonum Hydropiper 128.
Polygonum lanceifolium 136, 138, 140, 143, 150—152, 163, 178, 180, 183—190, 192, 193, 203, 204, 207, 208, 212.
Polygonum lapathifolium 125—131, 133—135, 140—142, 144—146, 149, 151—156, 158—160, 162—165, 167, 168, 173, 181, 190, 191, 193, 199, 201, 204, 206—208, 210.
Polygonum lapathifolio-nodosum 144, 147, 152, 164.
Polygonum leptocladum 139, 167, 190, 197—200, 207, 212.
Polygonum lonchophyllum 138—140, 148, 152, 190—194, 196—198, 203, 204, 207, 208.
Polygonum maculatum 154.
Polygonum mesomorphum 139, 144, 148, 151, 152, 161, 164, 165, 167, 168, 176, 200, 202—205, 207, 208.
Polygonum minus 193.
Polygonum nodosum 126, 135, 138—141, 143, 144, 146—148, 150—154, 156, 157, 161—170, 176, 178—182, 184, 187, 188, 190—194, 196, 199—203, 205, 207, 208.
Polygonum oligocladum 137, 169, 180, 187, 188, 203, 207, 212.
Polygonum pallidum 146—150, 154, 163—165, 193.
Polygonum Persicaria 128, 141, 142, 146, 152, 157, 171, 193, 196.
Polygonum Persicaria incanum 142.
Polygonum Reichenbachii 154.

Polygonum semidanubiale 140, 154, 204.
Polygonum semilanceifolium 140, 204.
Polygonum semilatum 138, 169, 189, 204, 207, 212.
Polygonum semisyringifolium 140, 204.
Polygonum somphocarpum 149, 152, 193.
Polygonum stenobelonum 138, 169, 183, 189, 207, 212.
Polygonum syringifolium 136—138, 140, 143, 163, 170, 178—180, 183, 185, 188, 189, 192, 203, 204, 207, 208, 212.
Polygonum suffruticulosum 153.
Polygonum tomentosum 135, 138—146, 148, 149, 151, 152, 154—156, 159, 161—168, 176, 181, 183, 184, 190—193, 195—203, 205, 207, 208.
Polygonum turgidum 163—165.
Polysiphonia 214, 215, 217, 218, 222, 223, 225, 226, 228, 229.
Polysiphonia fastigiata 213—216, 220, 221, 224, 226, 227, 229.
Polysiphonia nigrescens 115.
Polysiphonia violacea 115.
Potamogeton pectinatus 105, 115.
Potentilla 165.
Potonié, H. 335, 371.
Prantl, N. 372.
Pringsheim 384.
Pylaiella littoralis 116.

R

Raciborski, M. 253, 318.
Ramsden 79.
Rauschenplat 120, 123.
Redeke 123.
Reichenbach 109, 123, 144, 149, 152, 162, 164.
Reichenbach, L. & H. G. Reichenbach fil. 210.
Reichert 2, 4, 6, 20, 24, 61, 62, 64.
Reinke 102, 123.
Rhizoclonium flavicans 119.
Rhizoclonium Kochianum 119.
Rhizoclonium riparium 118, 119.
Rhododendron 231.
Rhododendron balsaminiflorum 232.
Ricardia Montagnei 223.
Richter, J. 237, 318.
Riss, M. M. 237, 253, 267, 287, 288, 301,302.
Roelants, H. M. W. 322.
Rosenvinge, K. 119, 123, 225.
Roux 11.
Rouy, G. 163—165, 210.
Rumex 126, 206.
Rutgers, A. A. L. 273, 318, 388.
Rutten-Pekelharing, C. J. 239, 253, 304, 318, 420, 421, 427.

S

Sachs, J. 237, 318.
Salicornia 336.
Salter 6, 33, 63, 64, 66—68.
Samec 10—12, 19, 42, 43, 45, 47, 48, 98.
Sauvageau, Camille 111, 213, 214, 217, 229.
Schimper 63.
Schley, E. O. 310, 319.
Schoute, J. C. 335, 372.
Schrank, Franz von Paula 141, 142, 159, 163, 164, 207, 210.
Schröter & Kirchner 157.
Schuster, J. 154, 160, 161, 163, 164, 210.
Schwarz, F. 237, 319.
Schwendener 322.
Scott, D. H. 360, 372.
Secale cereale 326.

Setaria verticillata 323.
Setchell, W. A. 215.
Seward, A. C. 360, 372.
Sierp, H. 239—241, 251, 260, 284, 289—292, 299, 303, 304, 319, 390.
Sinnot, E. W. 372.
Small, J. 307, 310, 311, 319.
Smith, J. J. 233.
Solanum tuberosum 20.
Sperlich, A. 304, 319, 376, 378—381, 383.
Spermothamnion Turneri 116.
Sphacelaria cirrhosa 117.
Stålfelt, M. G. 310, 319.
Stoppel, R. 308, 311, 315.
Stygeosporium marattiacearum 367, 369.
Suida 85, 86, 91, 92, 100.
Symphytum tuberosum 20.

T

Talma, E. G. C. 242, 319.
Ternatum 337, 345.
Thompson, J. M. 334, 372.
Tieghem, Ph. van 333, 334, 336, 342, 366, 372.
Tieghem, Ph. van & Douliot, H. 372.
Timberlake 36.
Tobler, Fr. 219.
Todea 367—369.
Todea barbara 366, 367.
Toni, de 119.
Treub, M. 334, 372.
Tröndle, A. 250, 311, 320, 377, 378, 416.

U

Uechtritz, R. von 153, 154, 166, 210.
Unna, E. 67—70, 76, 85.

V

Vicia Faba 307.
Vöchting, H. 237, 253, 320.
Vogt, E. 238, 241, 242, 260, 289, 320.
Vries, Hugo de 235, 348, 372.
Vuyck 113, 123.

W

Wallroth 142, 146, 170, 210.
Walpole 17.
Weiss, J. E. 372.
Went 315, 387.
West, C. 333, 335, 340, 358, 360, 361, 367, 369, 372.
Wever, A. de 170, 200, 210.
Wimmer 170.
Wohl u. Glimm 56.
Wolff 11.

Z

Zannichellia pedicellata 105, 115.
Zlobicky 79.
Zollikofer, C. 237, 244, 247, 309, 320.
Zostera 103, 105, 109, 115, 118—121.
Zostera angustifolia 109, 114.
Zostera japonica 112.
Zostera marina 104, 109—111, 113, 122, 123.
Zostera marina var. angustifolia 109—115.
Zostera marina var. stenophylla 109, 112, 113, 114.
Zostera nana 109—114.
Zostera nana var. angustifolia 114.
Zostera Noltii 110.
Zostera pacifica 112.
Zygopteris 360.

SOMMAIRE.

L. G. M. Baas-Becking. The origin of the vascular structure in the genus Botrychium; with notes on the general anatomy. Fig. 1—49, Tab. V, VI 333

C. E. B. Bremekamp. Über den Einfluß des Lichtes auf die geotropische Reaktion. Fig. 1—8, Tab. VII—IX . . 373

Annie M. Hartsema. Index alphabétique 441

Druck von G. Kreysing in Leipzig.

SOMMAIRE.

J. J. Lynet Zwikker.
L'action des enzymes amylolytiques sur les grains d'amidon naturels, et la structure colloïdale de l'amidon . . . 1

A. C. J. van Goor.
Die Zostera-Assoziation des holländischen Wattenmeeres. Mit 1 Textfig. 105

B. H. Danser.
Contribution à la Systématique du Polygonum lapathifolium. Avec Tab. I—III 125

Camille Sauvageau.
Observations biologiques sur le Polysiphonia fastigiata Grev. Avec 6 Fig. dans le Texte 213

J. C. Costerus.
Dialyse du pistil de Rhododendron sp. Avec Tab. IV 231

Clara Zollikofer.
Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Mit 5 Fig. im Text 237

H. W. M. Roelants.
Über das mechanische System in den Stengeln der Gramineen 322

L. G. M. Baas-Becking.
The origin of the vascular structure in the genus Botrychium; with notes on the general anatomy. Fig. 1—19, Tab. V, VI 333

C. E. B. Bremekamp.
Über den Einfluß des Lichtes auf die geotropische Reaktion. Fig. 1—8, Tab. VII—IX 373

Annie M. Hartsema.
Index alphabétique 441

Druck von G. Kreysing in Leipzig.

New York Botanical Garden Library
3 5185 00280 2724